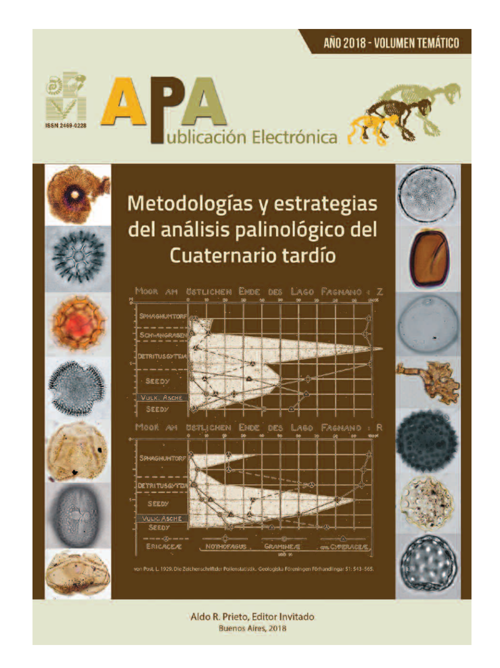


www.peapaleontologica.org.ar





ANÁLISIS Y MÉTODOS PALEOECOLÓGICOS PARA LA RECONSTRUCCIÓN DE COMUNIDADES DE BOSQUE Y ESTEPAS DE PATAGONIA, ARGENTINA

MARÍA VIRGINIA MANCINI[1]
FLORENCIA P. BAMONTE[1]
MARÍA ALEJANDRA MARCOS[1]
GONZALO D. SOTTILE[1]
MARCOS E. ECHEVERRÍA[1]

[1]Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras, CONICET-Universidad Nacional de Mar del Plata, Laboratorio de Paleoecología y Palinología, Funes 3250, 7600 Mar del Plata, Argentina.

Para citar este artículo: María Virginia Mancini, Florencia P. Bamonte, María Alejandra Marcos, Gonzalo D. Sottile y Marcos E. Echeverría (2018). Análisis y métodos paleoecológicos para la reconstrucción de comunidades de bosque y estepas de Patagonia, Argentina. En: A.R. Prieto (Ed.), *Metodologías y estrategias del análisis palinológico del Cuaternario tardío. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 18 (2): 77–101.

Link a este artículo: http://dx.doi.org/10.5710/PEAPA.11.07.2018.256

DESPLAZARSE HACIA ABAJO PARA ACCEDER AL ARTÍCULO

Asociación Paleontológica Argentina
Maipú 645 1° piso, C1006ACG, Buenos Aires
República Argentina
Tel/Fax (54-11) 4326-7563
Web: www.apaleontologica.org.ar

APA Publicación Electrónica
ISSN 2469-0228
Año 2018 - 18(2): 77–101
ARTÍCULO

ANÁLISIS Y MÉTODOS PALEOECOLÓGICOS PARA LA RECONSTRUCCIÓN DE COMUNIDADES DE BOSQUE Y ESTEPAS DE PATAGONIA, ARGENTINA

MARÍA VIRGINIA MANCINI[1], FLORENCIA P. BAMONTE[1], MARÍA ALEJANDRA MARCOS[1], GONZALO D. SOTTILE[1] Y MARCOS E. ECHEVERRÍA[1]

[1]Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras, CONICET-Universidad Nacional de Mar del Plata, Laboratorio de Paleoecología y Palinología, Funes 3250, 7600 Mar del Plata, Argentina. *mvmancin@mdp.edu.ar*; *bamonte@mdp.edu.ar*; *mamarcos@mdp.edu.ar*; *gonzalo_sottile@yahoo.com.ar*; *echeverriamarcos@hotmail.com*

Resumen. En este trabajo se discuten los diferentes aspectos metodológicos a tener en cuenta en los estudios paleoecológicos. Las consideraciones teóricas y metodológicas discutidas incluyen los siguientes aspectos: tipos de depósitos, procesos tafonómicos, representación polínica actual a partir de muestras de sedimento y registro de la vegetación, suma polínica representativa de la composición de la comunidad vegetal, productividad polínica diferencial y dispersión de taxones y su representación espacial, precisión taxonómica y la comparación con la vegetación en cada área, y análisis de múltiples indicadores. Las investigaciones realizadas por los autores en distintas áreas y depósitos de Patagonia, basadas principalmente en el análisis polínico, se utilizaron para ejemplificar y sintetizar estos diferentes aspectos y su importancia en la reconstrucción de ambientes del pasado. La integración de datos provenientes de múltiples sitios permitió reducir las limitaciones impuestas por las incertidumbres contenidas en el conjunto de datos de un único sitio, por ejemplo, discontinuidades, sesgos, sobre o subrepresentaciones de taxones. Esta integración también permitió poner a prueba hipótesis sobre cambios en el clima a escala regional a partir de los cambios en la vegetación.

Palabras clave. Análisis polínico. Aspectos metodológicos. Tipos de depósitos. Tafonomía. Relación polen-vegetación. Múltiples indicadores.

Abstract. PALEOECOLOGICAL ANALYSES AND METHODS FOR FOREST AND STEPPE COMMUNITIES RECONSTRUCTION IN PATAGONIA, ARGENTINA. In this paper we discuss the different methodological aspects to be taken into account in paleoecological studies. The theoretical-methodological considerations discussed include the following aspects: deposit types, taphonomic processes, pollen representation from modern sediment samples and vegetation records, pollen sum representative of the plant community composition, differential productivity and dispersion of taxa and their spatial representation, taxonomic precision and comparison with vegetation in each area, and multiproxy analysis. The investigations carried out by the authors in different areas and deposits of Patagonia, based mainly on palynological analysis, were applied to exemplify and synthesize these different aspects and their importance in the environmental reconstruction of the past. The data set integration from multi-site allowed us to overcome limitations contained in a single site data set, such as discontinuities, biases, or taxa overrepresentations. This integration also allowed us to test climate change hypotheses at a regional scale based on vegetation changes.

Key words. Pollen analysis. Methodology. Deposit types. Taphonomy. Pollen- vegetation relationship. Multiproxies.

La Paleoecología como ciencia involucra tanto principios biológicos como geológicos. Según Birks y Birks (1980) puede ser definida como “la ecología del pasado”, siendo la disciplina encargada de ofrecer un marco temporal a los cambios ambientales. En las últimas décadas se ha transformado de una disciplina dominada por estudios de la composición y estructura de los conjuntos fósiles preservados en los sedimentos (Birks y Birks, 1980) a una ciencia multidisciplinaria que incluye paleobotánica, paleozoología, arqueología, geoquímica, análisis de isótopos, geocronología, dendrocronología, análisis de ADN y estadística aplicada (Seddon *et al.*, 2014). Los estudios de múltiples indicadores (*multiproxies*) son particularmente importantes para poner a prueba hipótesis paleoecológicas debido a que cada indicador (*proxy*) brinda evidencias acerca de las condiciones del pasado, las cuales pueden compararse entre sí dando un panorama más real de los efectos del cambio paleoambiental sobre el ecosistema a través del tiempo.

Una disciplina utilizada en Paleoecología es la Palinología, que depende básicamente tanto de la estructura y formación de los granos de polen y esporas como también de su dispersión y preservación bajo ciertas condiciones ambientales. Al ser producidos en grandes cantidades y transportados a largas distancias hasta ser depositados, los granos de polen y esporas constituyen uno de los grupos fósiles más abundantes preservados en sedimentos terrestres del Cuaternario. El análisis de este indicador permite la reconstrucción de la vegetación del pasado y de la distribución de los conjuntos de plantas o comunidades en el tiempo y en el espacio.

INVESTIGACIONES PALEOECOLÓGICAS EN PATAGONIA

El sur de América del Sur es un área de interés para las investigaciones de las variaciones actuales y pasadas del sistema climático en el hemisferio sur, ya que es la única masa continental que intercepta la zona de máximo flujo zonal (Moy *et al.*, 2009). Además, la Cordillera de los Andes funciona como una barrera orográfica para el paso de las masas de aire húmedo provenientes del Océano Pacífico y genera una disminución exponencial de la precipitación hacia el este (Flechter y Moreno, 2011; Garreaud *et al.*, 2013; Moreno *et al.*, 2014) que se ve reflejada en la distribución de la vegetación.

El primer registro polínico de Patagonia, fue presentado en 1929 por Lennart von Post, quien sobre la base de dos secuencias post glaciales del extremo este del lago Fagnano (Tierra del Fuego) reconstruyó la historia de la vegetación de la isla, representando el primer registro de la historia de la vegetación de América del Sur (Markgraf, 2016; Prieto, 2018). En 1928 la expedición finlandesa comenzó sus estudios en Tierra del Fuego y Patagonia; entre sus investigadores, Väinö Auer (1949) publicó el análisis polínico de muestras de turberas y de los estratos de ceniza volcánica presentes, que fueron la base de su tefrocronología. Auer y Cappannini (1957) describieron el grado de erosión y desertificación en el área del lago San Martín (Santa Cruz) a partir del análisis polínico de una secuencia de turbera, descripciones geomorfológicas y relatos históricos. Sin embargo, la secuencia analizada no presenta una cronología que permita interpretar las variaciones en el espectro polínico integradas a un marco temporal o correlacionarlos con otros registros. A pesar de estos problemas de correlación, el trabajo de Auer demostró que los registros polínicos del sur de América del Sur muestran una secuencia de cambios durante un periodo de variaciones paleoambientales globales (Markgraf, 1983). En estos primeros estudios el interés estaba en los avances y retrocesos del bosque y de los pastizales en relación con los cambios climáticos post glaciales con poco hincapié en explicar los mecanismos ecológicos subyacentes responsables de tales cambios.

Los diversos estudios paleoambientales realizados en las últimas décadas, han permitido reconstruir los ambientes del pasado en relación con los principales forzantes climáticos desde el Glacial tardío (*e.g.*, Markgraf, 1991, 1993; Heusser, 2003). Particularmente, estos estudios paleoambientales están relacionados con gradientes de vegetación, temperatura y precipitación. Gran parte de los registros del sur de Patagonia provienen del sector andino donde están disponibles depósitos de lagos y turberas que han permitido obtener sucesiones sedimentarias desde la transición Pleistoceno/Holoceno (*e.g.*, Markgraf, 1980, 1983; Mercer y Ager, 1983; Heusser, 2003; Huber y Markgraf, 2003; Villa-Martínez y Moreno, 2007; Markgraf y Huber, 2010; Fontana y Bennett, 2012; Villa Martínez *et al.*, 2012; Moreno *et al.*, 2014). En cambio, las regiones áridas y semiáridas han sido menos estudiadas debido a la menor disponibilidad de esos archivos; muchas de las reconstrucciones paleoambientales disponibles provienen de secuencias de sitios arqueológicos (Prieto *et al.*, 2018 y bibliografía allí citada). Otros estudios provienen de lagos y lagunas tales como Lago Cardiel (Markgraf *et al.*, 2003; Gilli *et al.*, 2005; Ariztegui *et al.*, 2008), Laguna Azul (Mayr *et al.*, 2005), Laguna Cháltel (Ohlendorf *et al.*, 2014) y Potrok Aike (Haberzettl *et al.*, 2005; Wille *et al.*, 2007; Schäbitz *et al.*, 2013).

El objetivo de este trabajo es sintetizar los diferentes aspectos teóricos y metodológicos para la reconstrucción de los ambientes del pasado y ejemplificarlos con los estudios paleoecológicos que los autores han realizado en distintas áreas y depósitos de la Patagonia argentina, basados principalmente en el análisis polínico.

Consideraciones teóricas-metodológicas en estudios paleoecológicos en Patagonia

En los distintos análisis paleoecológicos realizados en las últimas décadas se han tenido en cuenta los siguientes aspectos: (1) Tipos de depósitos; (2) Procesos tafonómicos; (3) Estudio de la representación polínica actual a partir de muestras de sedimento superficial y relevamiento de la vegetación; (4) Suma polínica representativa de la composición de la comunidad vegetal; (5) Productividad diferencial y dispersión de taxones y su representación espacial; (6) Precisión taxonómica y la comparación con la vegetación en cada área; y (7) Análisis de múltiples indicadores.

1. Tipos de depósitos. En las investigaciones paleoambientales, la selección de los sitios de estudios determina el nivel de detalle que se alcanzará en la reconstrucción de los patrones paleoecológicos. Además, dependiendo del tipo de registros con los que se trabaje, la selección del tipo de cuenca sedimentaria y los procesos geológico-sedimentarios y sus características como trampa de polen variarán enormemente. Por ejemplo, las secuencias sedimentarias de aleros y cuevas presentan discordancias que no son frecuentes en registros sedimentarios de lagos y turberas. Por otro lado, el carácter local-regional de la señal polínica no es la misma en secuencias de grandes lagos como el Lago Cardiel (Markgraf *et al.*, 2003) o la Laguna Potrok Aike (Wille *et al.*, 2007) donde la componente regional está representada ampliamente, mientras que en secuencias de turberas y sobre todo aquellas rodeadas por una topografía compleja presentan una mayor representación de la componente local o a escala de paisaje (*e.g.*, Echeverría *et al.*, 2014).

Entre los depósitos típicos para la obtención de registros polínicos en la Patagonia argentina, se encuentran las turberas y los mallines. Los primeras se desarrollaron después de la última glaciación en fondos de valles y laderas de baja pendiente sobre depósitos glaciales o rocas metamórficas o ígneas. Se ubican desde la Cordillera de los Andes, en el oeste, con valores de precipitación anual de 2.000 mm y dominadas por *Sphagnum* hasta el este, con 300 mm de precipitación anual, dominadas por Cyperaceae y Poaceae. En este gradiente de precipitación se encuentran asociadas a una gran variedad de comunidades vegetales desde bosques lluviosos de *Nothofagus* hasta estepas graminosas y arbustivas.

Los mallines son humedales con vegetación herbácea e higrofítica de gran riqueza florística cuya distribución espacial dispersa responde a factores topográficos, geomorfológicos e hidrológicos. Se desarrollan en áreas muy localizadas del paisaje, donde existe un aporte de agua permanente, generalmente proveniente del nivel freático (Mazzoni y Vázquez, 2004). Al igual que las turberas, los mallines son formaciones netamente diferenciadas de las áreas circundantes por su suelo, altamente orgánico, en cuencas con alto contenido hídrico (Raffaele, 1999).

Algunas de las variables a considerar en el análisis polínico de registros de turberas y mallines son: a) las características de la cuenca, b) los procesos de sedimentación, y c) las características del ambiente local (Jacobson y Bradshaw, 1981). Una de las características de la cuenca que debe considerarse en función de la pregunta de investigación que se desee responder es el área no cubierta por el canopeo, ya que influirá en el área fuente relevante de polen y por ende en el alcance espacial de la reconstrucción paleoambiental (Bunting, 2008; ver ejemplos en sección Estudio de la representación polínica de la vegetación a partir de muestras de sedimento actual). Respecto a los procesos de sedimentación, es muy común que los sedimentos de la parte inferior de la cuenca se encuentren más compactados que los más superficiales, por lo que los modelos de edad-profundidad suelen ajustarse a funciones logísticas; esto implica que la resolución temporal por centímetro tiende a disminuir en función de la profundidad. Por otra parte, al realizar el submuestreo de los sedimentos más superficiales para la extracción de palinomorfos o de macrorrestos vegetales se debe observar que no haya bioturbación por la presencia de raíces.

Otro tipo de depósitos que presentan un gran interés para estudios paleoecológicos en Patagonia son los sitios arqueológicos (cuevas, abrigos rocosos, aleros) dado que brindan información sobre los cambios ambientales y de la vegetación que pudieron haber ocurrido en el pasado en relación con las actividades antrópicas. En este sentido, la interacción entre la heterogeneidad del paisaje, las condiciones climáticas y el uso de los recursos por los grupos humanos potencia el interés para la integración de estudios palinológicos y arqueológicos. Sin embargo, debe considerarse que las secuencias de sitios arqueológicos pueden representar ventanas temporales de información paleoam-

biental, por lo cual su comparación con secuencias “continuas” para la misma área complementa el estudio paleoambiental. La representatividad temporal de cuatro secuencias polínicas del área del lago San Martín (Fig. 1) se muestra como ejemplo en la Figura 2. La secuencia correspondiente al sitio Cueva Paisano Desconocido (CPD) comprende el rango entre *ca.* 9.000 y 3.000 años cal. AP, mientras que la secuencia Bloque 1 Oquedad (B1Oq) abarca entre *ca.* 3.000 y 1.000 años cal. AP. La comparación entre ambas secuencias arqueológicas y con las continuas no arqueológicas del área (Mallín La Tercera y Mallín Paisano Desconocido) permitió integrar las escalas de análisis que cada una representa y evaluar los procesos tafonómicos que inciden en la preservación polínica.

En general, las secuencias de turberas, lagos y mallines tienen una mayor resolución temporal y continuidad sedimentaria que las de los sitios arqueológicos y permiten una reconstrucción paleoambiental más detallada. Las secuencias obtenidas en sitios arqueológicos se consideran diagnósticas para la cronología post-glacial, y agregan información importante en ambientes donde los lagos y las turberas son menos frecuentes o no existen.

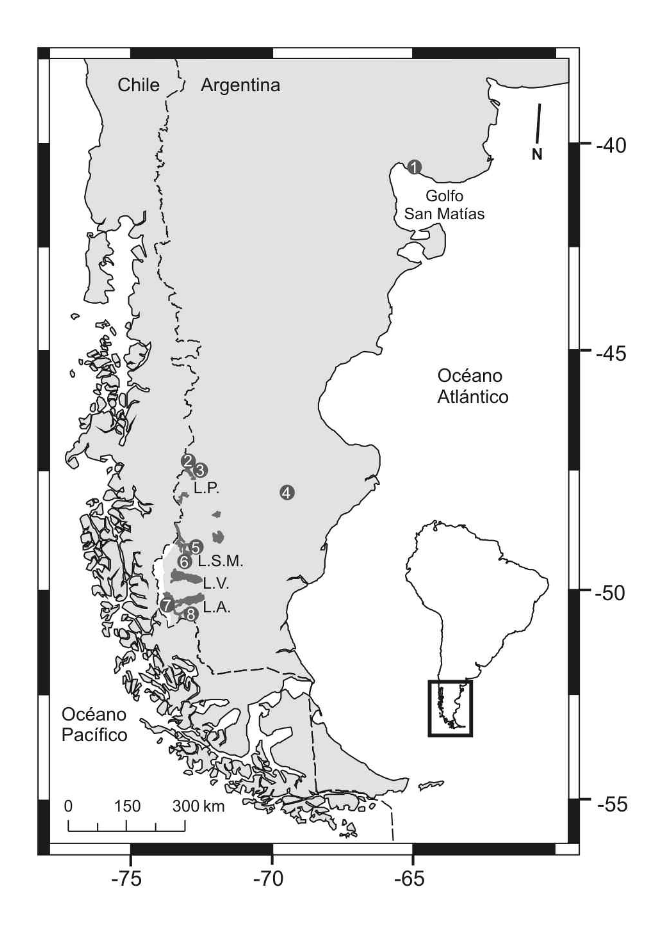


Figura 1. Localización de los sitios de estudio utilizados como ejemplos en este trabajo: (1) Bajo de la Quinta, (2) Cueva Milodón Norte 1, (3) Laguna Los Flamencos y Zorro Bayo, (4) La Primavera, (5) Mallín La Tercera, Mallín y Cueva Paisano Desconocido, (6) Bloque 1 Oquedad. L.P. Lago Pueyrredón. L.S.M. Lago San Martín. L.V. Lago Viedma. L.A. Lago Argentino.

2. Procesos tafonómicos. Son fundamentales para explicar si el conjunto polínico refleja los cambios reales de la vegetación o es producto de un sesgo. Estos procesos son particularmente importantes en sitios arqueológicos para analizar los efectos de la ocupación humana, de animales o de factores abióticos (de Porras *et al.*, 2011; Prieto *et al.*, 2018). La esporopolenina, componente resistente de las paredes de los granos de polen, es destruida por el ataque oxidativo (Moore *et al.*, 1991), por lo que los granos se mantienen bien preservados en depósitos anóxicos. En muchos sitios arqueológicos la preservación de los granos de polen es diferencial. Sin embargo, en la mayoría de los sitios estudiados en Patagonia extra andina, debido a las condiciones secas predominantes, la preservación del polen es buena y, en general, no se han encontrado sesgos en los registros por las ocupaciones de cazadores-recolectores. Por ejemplo, Marcos *et al.* (2017) han analizado la preservación diferencial de los granos de polen a partir de secuencias de los sitios arqueológicos Cueva del Milodón Norte 1 y Cueva Paisano Desconocido del sudoeste de Patagonia (Fig. 1). Mediante la construcción de índices de preservación polínica se consideró tanto el deterioro bioquímico (granos degradados) como mecánico (granos rotos y doblados). Los resultados mostraron que algunas de las capas arqueológicas analizadas presentaban algún tipo de deterioro bioquímico y/o mecánico (Fig. 3) que podría estar asociado a factores ambientales, antrópicos y/o post-depositacionales que pueden afectar la preservación polínica. En este ejemplo, los problemas de preservación no fueron significativos estadísticamente y la información obtenida permitió realizar inferencias paleoambientales. Sin embargo, es importante considerar los datos palinológicos como el resultado de interacciones ambientales y culturales al momento de decidir cuidadosamente el alcance de los mismos antes de abordar la pregunta paleoambiental (Marcos *et al.* 2017; Prieto *et al.*, 2018).

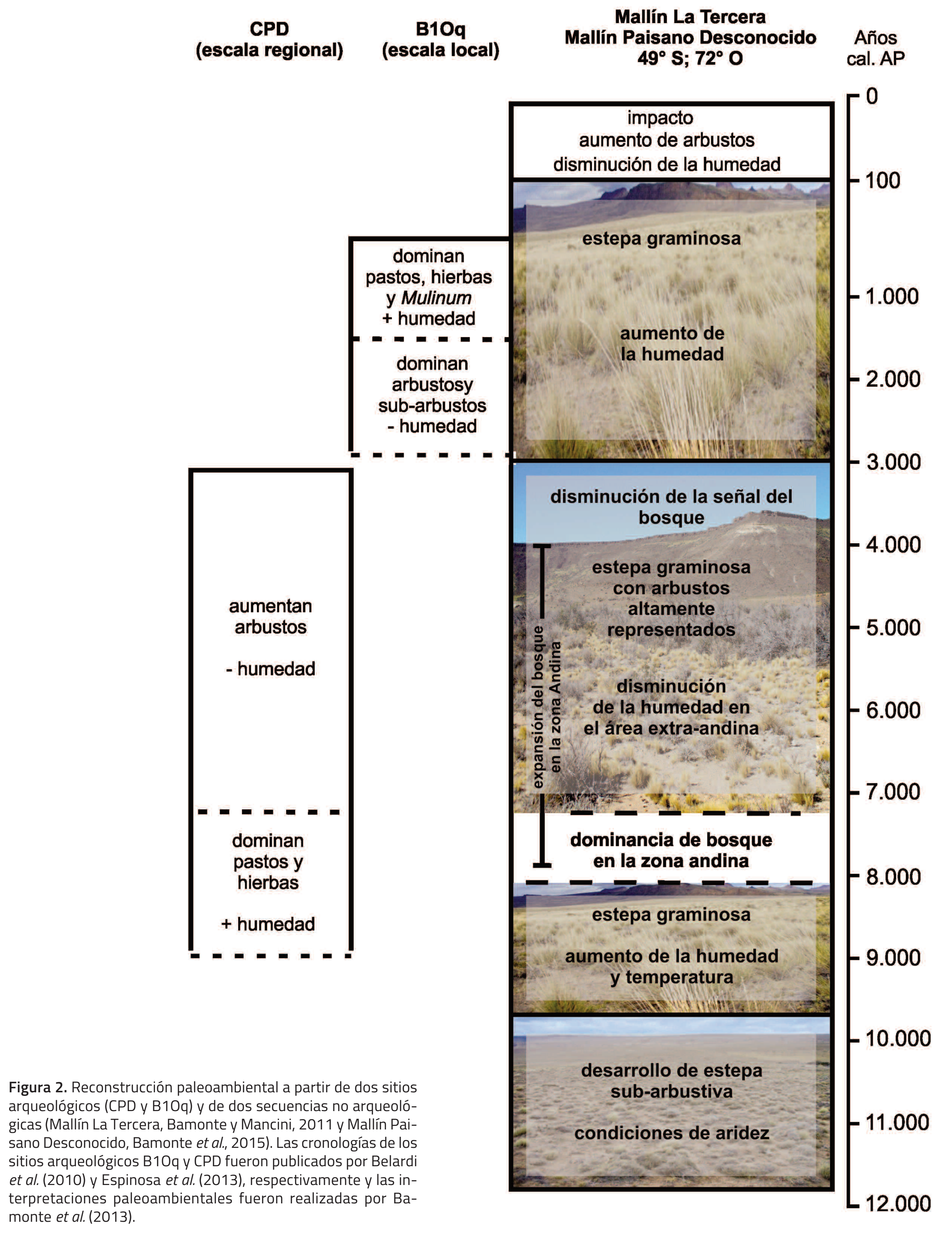
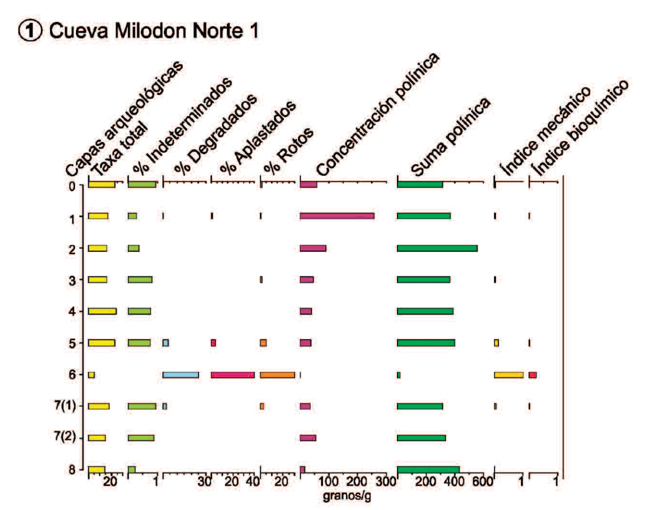


Figura 2. Reconstrucción paleoambiental a partir de dos sitios arqueológicos (CPD y B1Oq) y de dos secuencias no arqueológicas (Mallín La Tercera, Bamonte y Mancini, 2011 y Mallín Paisano Desconocido, Bamonte *et al.*, 2015). Las cronologías de los sitios arqueológicos B1Oq y CPD fueron publicados por Belardi *et al.* (2010) y Espinosa *et al.* (2013), respectivamente y las interpretaciones paleoambientales fueron realizadas por Bamonte *et al.* (2013).



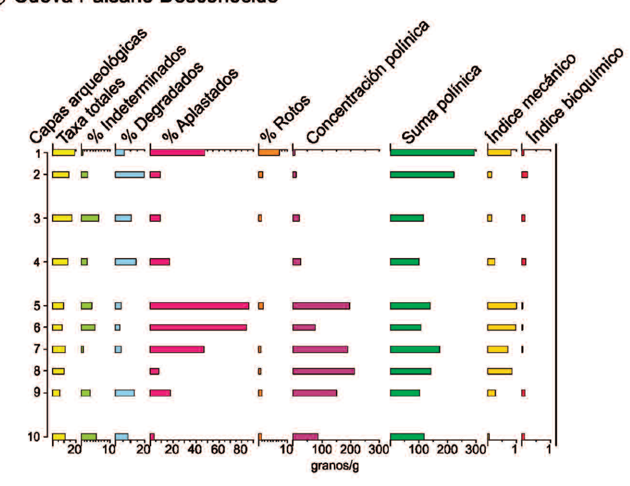


Figura 3. Resultados de los índices de preservación para dos secuencias de sitios arqueológicos del oeste de Santa Cruz (Cueva Milodón Norte 1 y Cueva Paisano Desconocido) y categorías de preservación polínica asociadas al riesgo de pérdida de la información paleoambiental.

3. Estudio de la representación polínica de la vegetación a partir de muestras de sedimento superficial. La representación polínica, según Prentice (1985) es el grado de sub o sobre representación de la abundancia relativa de un taxón en los porcentajes polínicos como consecuencia de la combinación de sesgos de producción y dispersión polínica. La distribución de las muestras polínicas a escala espacial impacta en los análisis de patrones y tendencias paleoecológicas y afecta las conclusiones alcanzadas por el análisis de los datos. La composición de las comunidades vegetales en escalas espaciales de unos pocos metros fluctúa en respuesta a disturbios locales de unos pocos años. En contraste, las observaciones a escalas de cientos de metros a miles de kilómetros revelan un patrón de parches de comunidades de diferente composición que resulta de la interacción de fluctuaciones ambientales y diferencias entre historias de vida, uso de recursos y vulnerabilidad de las plantas a los disturbios.

En relación con las dimensiones del depósito es importante el diseño de muestreo tanto en el contexto sedimentológico y tafonómico como en la naturaleza de las muestras, su distribución espacial y el número de réplicas. En lagos, y de acuerdo a su tamaño, puede depositarse polen de un área mayor por escorrentía o cursos de agua. Así, una muestra polínica de un lago representa un área de vegetación mayor que la de una muestra de turbera que, a menudo, presenta una fuerte representación de la vegetación de superficie (*e.g.*, Cyperaceae) y de sus alrededores.

En la Patagonia argentina, se han realizado varios estudios sobre la relación polen-vegetación a diferentes escalas espaciales en las comunidades de los bosques subantárticos, el ecotono bosque-estepa y en la gran variedad de estepas del este patagónico (Mancini, 1993, 1998; Paez *et al.*, 2001; Heusser, 2003; Schäbitz, 2003; Burry *et al.*, 2007; Bamonte y Mancini, 2009, 2011; Mancini *et al.*, 2012; Marcos y Mancini, 2012; Echeverría *et al.*, 2014).

La comparación entre el contenido polínico de muestras de sedimento superficial con la cobertura de las especies de las diferentes comunidades permitió establecer semejanzas en la dominancia de ciertos taxones o tipos funcionales de hierbas y arbustos del ecotono bosque-estepa. Por otro lado se presentaron diferencias importantes entre el espectro polínico y algunos taxones de la vegetación que presentaron una muy baja o nula representatividad (*e.g.*, *Viola* spp., *Ribes* spp., *Fuchsia magellanica* Lam.) (Sottile, 2014).

La toma de muestras de sedimento superficial para la extracción polínica, se debe realizar en áreas que presenten homogeneidad en la estructura y en la composición florística de la vegetación. Mediante la técnica de submuestras múltiples (Adam y Mehringer, 1975) en un área de aproximadamente 50 m^2 se recolecta sedimento superficial (el primer centímetro) de un sitio central y en cuatro o cinco puntos alrededor del mismo. Según el tipo de sedimento se toman entre 50 y 100 g de sedimento.

En cada paisaje terrestre, la vegetación está formada por un conjunto relativamente reducido de combinaciones de las especies de la flora local que se repiten en diferentes sitios dentro del paisaje formando un diseño característico. A escala local, la fisonomía y la composición florística de la comunidad vegetal resultan de procesos bióticos, abióticos, disturbios y restricciones del ambiente (Batista *et al.*, 2005). A mesoescala la heterogeneidad ha sido asociada principalmente a la variabilidad geomorfológica y edáfica. Mientras que a escala regional, el clima es el principal factor ecológico y su influencia se expresa principalmente en los cambios de la fisonomía de la vegetación y composición florística (Jobbàgy *et al.*, 1996). El contenido polínico de muestras de sedimento superficial no siempre presenta el mismo grado de representación de la vegetación en términos espaciales. Mientras que en áreas abiertas y relativamente planas, el aporte polínico regional puede ser el más importante, en ecosistemas boscosos o en aquellos de topografía compleja, la representación polínica puede reflejar la vegetación a mesoescala y/o a escala local.

Como ejemplo de las diferentes escalas de análisis polínico superficial se muestra en la Figura 4, la localización de las muestras de sedimento superficial para la provincia de Santa Cruz (Fig. 4.1), a escala regional, y el resultado del análisis polínico de las mismas (Fig. 4.2) (Mancini *et al.*, 2012); mientras que en las Figuras 5.1 y 5.2 se muestra la representación polínica a mesoescala para las unidades de vegetación de la cuenca del Lago San Martín (Bamonte y Mancini, 2011).

Sottile (2014) estudió la representación polínica a escala de parche en el ecotono bosque-estepa de Santa Cruz comparando el contenido polínico de muestras de sedimento superficial pertenecientes a diferentes comunidades. Este autor definió los parches de vegetación con un criterio fisonómico-florístico de acuerdo a la vegetación presente en un rango de 50 m de radio a la muestra de superficie. El análisis de correspondencia (Fig. 6) mostró que el contenido polínico de las muestras de superficie presentó limitaciones para diferenciar entre todos los tipos de parches que se muestran en este gradiente. Por ejemplo, las variables de las muestras correspondientes a Bosques maduros de *Nothofagus pumilio* (Poepp. & Endl.) Krasser pueden tener semejanzas (en términos del principal eje de variación –eje 1, Fig. 6) tanto a muestras de estepa arbustiva como a Bosques siempreverde-deciduos maduros. Lo mismo ocurre con las variables de Bosques de desarrollo intermedio, que presentan distintos valores a lo largo del primer eje del análisis de correspondencia (ver detalles en Figura 6.4). Sin embargo, en términos generales es posible diferenciar entre parches de canopeo cerrado y de canopeo abierto. Por lo tanto, es evidente que a esta escala de análisis de la relación polen-vegetación, los factores determinantes de la composición polínica en las muestras de sedimento superficial son, entre otros, el tipo de polinización de los taxones dominantes en la vegetación (en este caso, anemófila para *Nothofagus*), la posición topográfica de las muestras de superficie y la dirección predominante del viento.

La revisión de estos tres ejemplos puntuales del estudio de la representación polínica de la vegetación a escalas diferentes (Figs. 4.2, 5.2 y 6.4) permite observar que la correlación entre el polen de sedimentos actuales y las unidades de vegetación tiende a disminuir a medida que la escala de análisis es menor, y el número de variables que tiende a explicar la variación del espectro polínico es mayor y más complejo, dado que nuevos factores cobran relevancia para explicar dichas relaciones.

El análisis de la relación polen-vegetación actual a diferentes escalas espaciales posibilitó la selección de muestras de sedimento superficial de las principales unidades de vegetación de Patagonia sur para la elaboración de modelos de calibración polen-clima empleados en la reconstrucción cuantitativa de la precipitación durante el Holoceno (Tonello *et al.*, 2009; Schäbitz *et al.*, 2013). Esta relación permitió seleccionar a las variables representativas de cada unidad de vegetación y asociarlas con los valores de precipitación que controlan su distribución. Los resultados evidenciaron altos valores de correlación polen-precipitación anual en los modelos de calibración.

4. Suma polínica representativa de la composición de la comunidad vegetal. La suma polínica (o el tamaño del recuento) impacta en la riqueza de especies, en la composición de la comunidad así como también en la información ecológica y paleoecológica (Payne y Mitchell, 2009) que puede ser obtenida de la reconstrucción de la comunidad. En los estudios paleoecológicos, un recuento insuficiente para caracterizar la comunidad puede llevar a una situación de "no análogo"

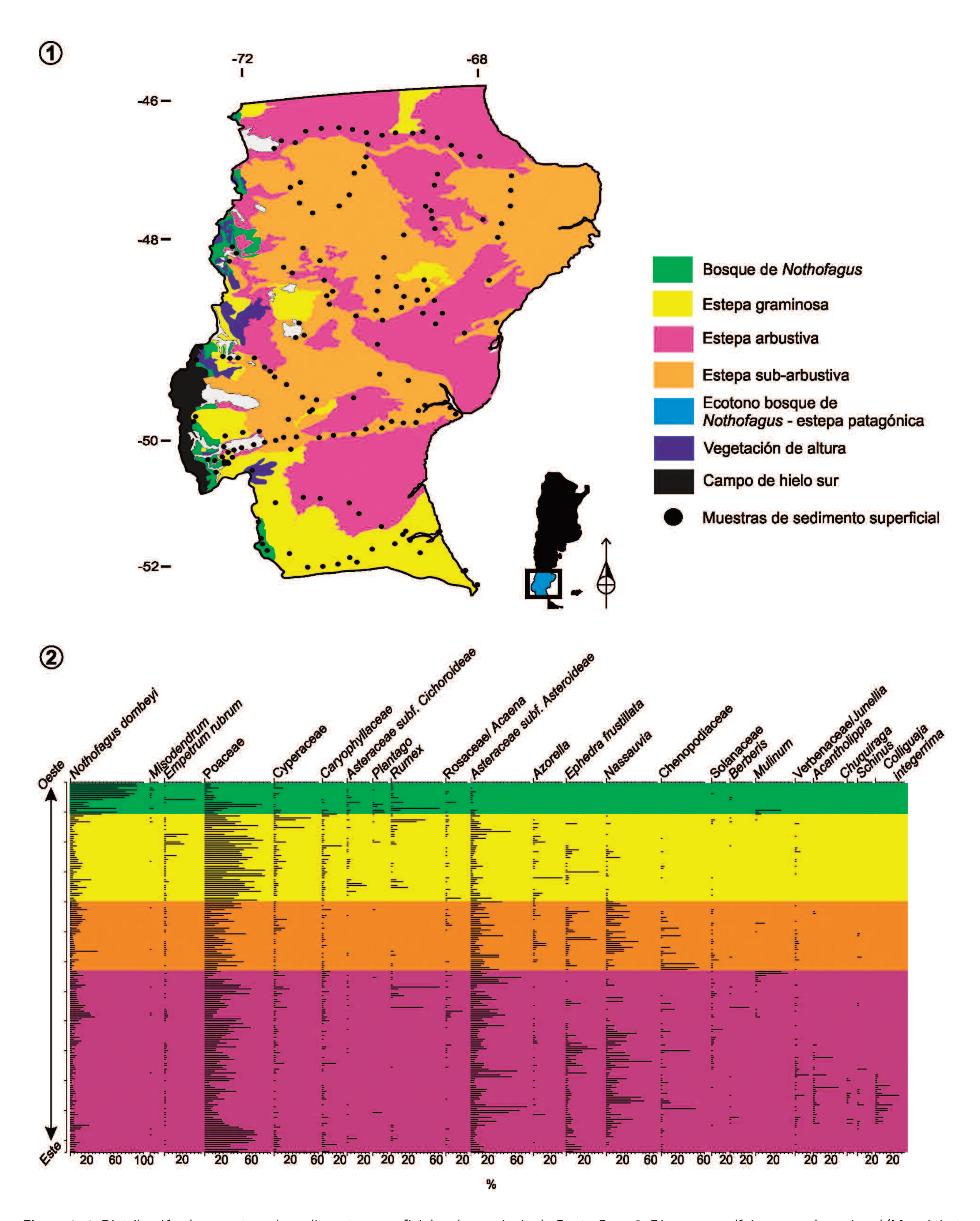


Figura 4. 1, Distribución de muestras de sedimento superficial en la provincia de Santa Cruz. **2,** Diagrama polínico a escala regional (Mancini *et al.*, 2012).

cuando se compara con la vegetación actual.

Al aumentar la suma polínica, las inferencias realizadas sobre el conjunto polínico se hacen más confiables y aumenta así la precisión de las técnicas estadísticas que se apliquen. En varios estudios (*e.g.*, Birks y Gordon, 1985; Odgaard, 2007) se ha discutido la importancia de una suma polínica, determinándose en algunos casos un número fijo de granos por recuento. Sin embargo, no es conveniente usar la misma suma en muestras pertenecientes a distintos ambientes con diferentes comunidades vegetales.

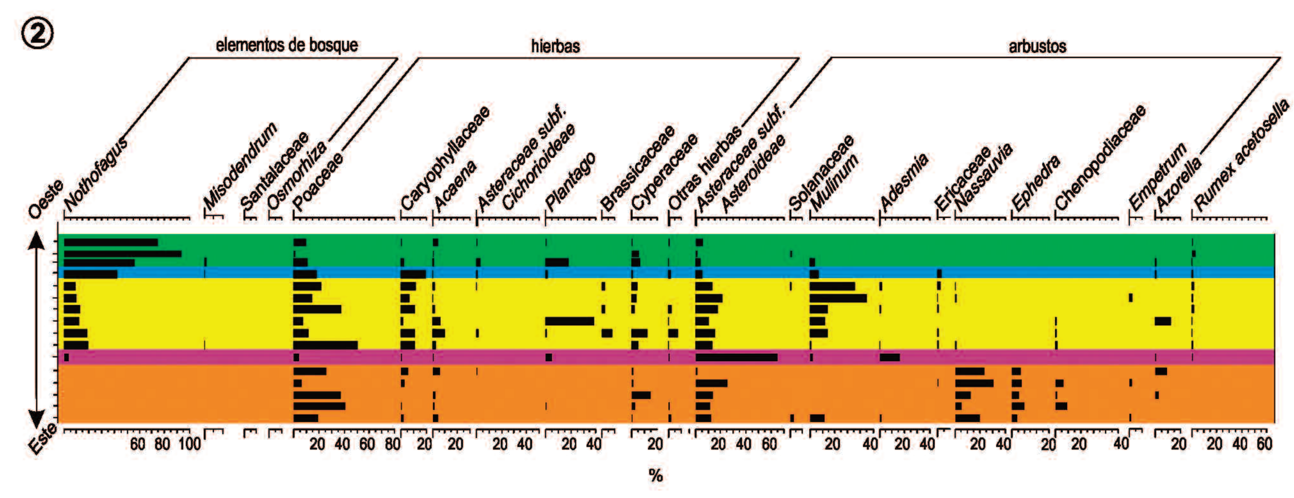
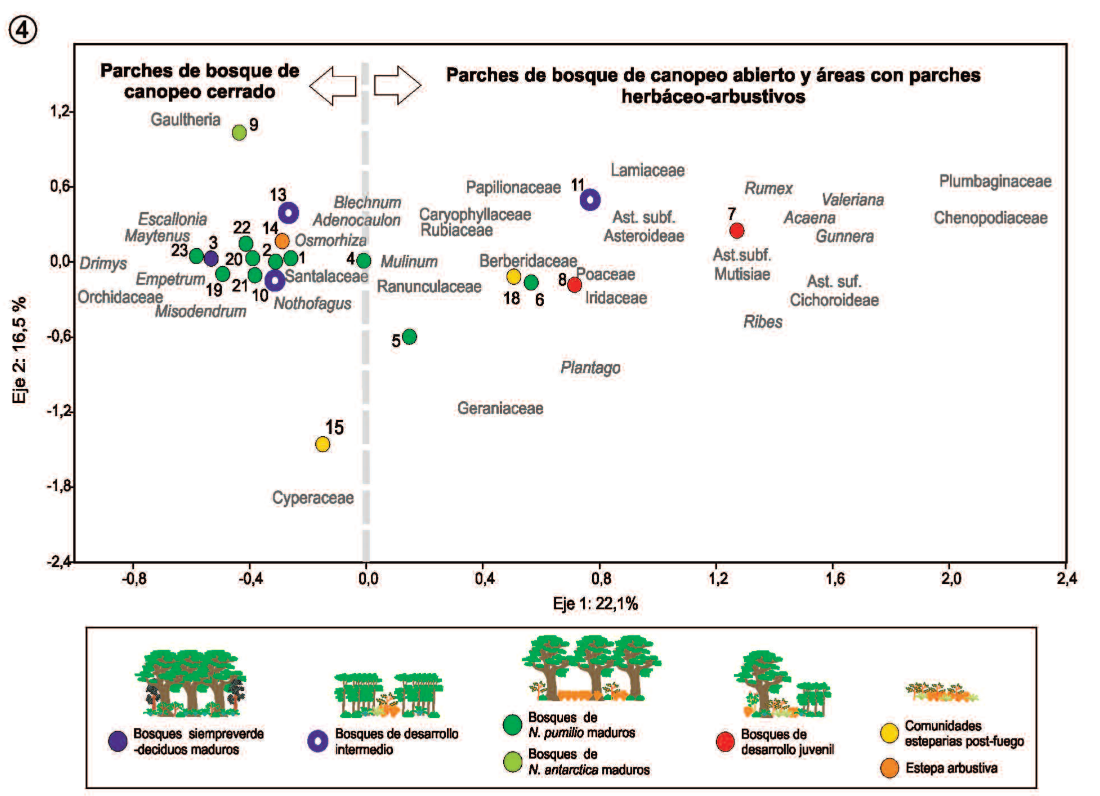


Figura 5. 1, Distribución de muestras de sedimento superficial en las distintas unidades de vegetación de la cuenca del Lago San Martín. **2,** Diagrama polínico a mesoescala (Bamonte y Mancini, 2011).

① -73° -72° 49° Lago San Martin Lago Viedma 20 km
-72 -68 -46 -48 -50 -52
Bosque de *Nothofagus*
Estepa graminosa
Estepa arbustiva
Estepa sub-arbustiva
Ecotono bosque-estepa
Vegetación de altura
Campo de hielo sur
Lago

② 23 700m 13 600m 20 800m 14 500m

③ 50° Lago Argentino 20 km -73° -72°



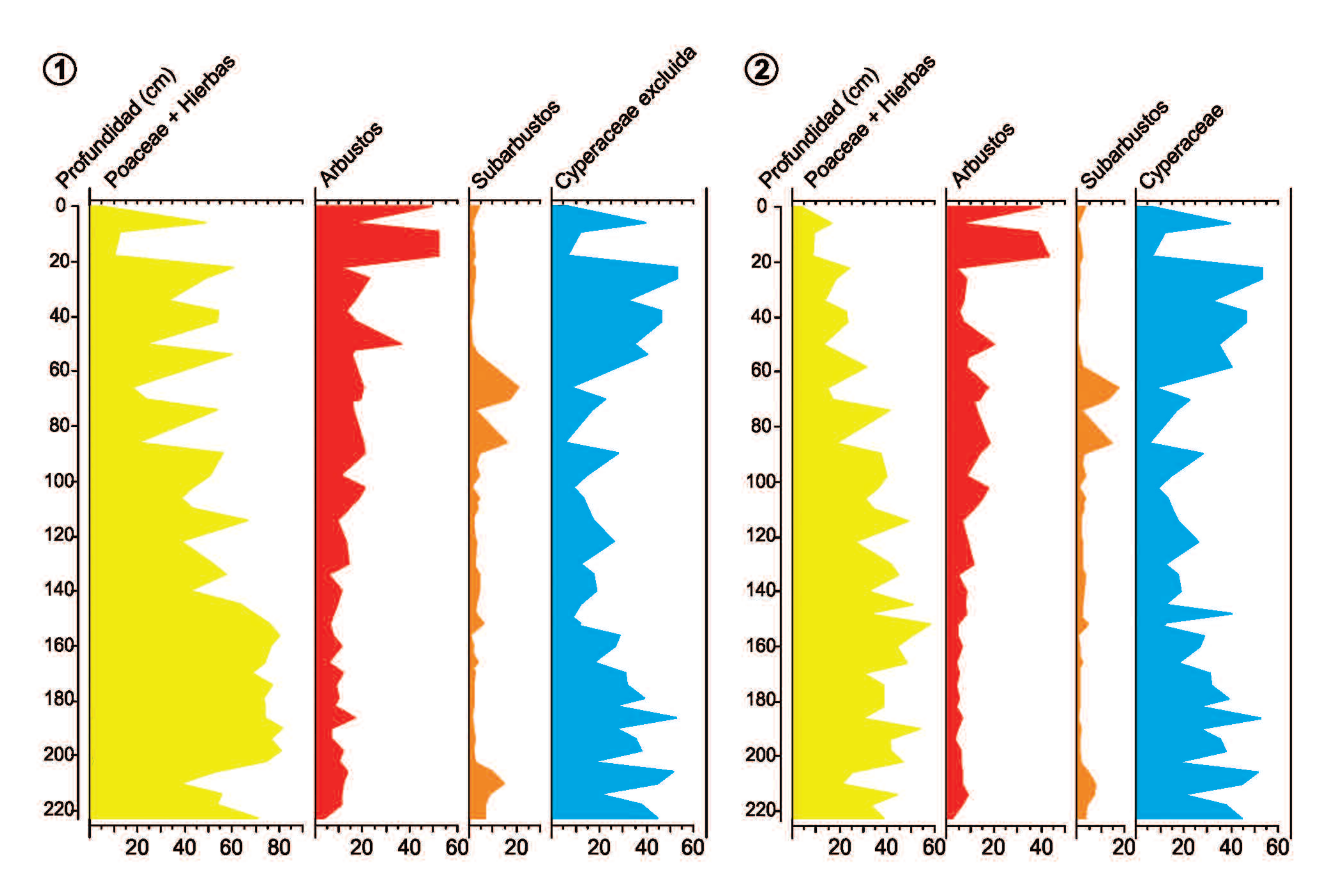


Figura 7. Diagrama representando los principales tipos polínicos de una secuencia del mallín La Primavera (Fig. 1). **1,** Porcentajes calculados excluyendo Cyperaceae; **2,** incluyendo todos los tipos polínicos en la misma suma. Se observan diferencias en los porcentajes, principalmente en Poaceae + Hierbas.

En las comunidades vegetales del área de estudio se debe tener en cuenta si predominan especies con polinización anemófila o entomófila. También es importante considerar a los taxones sub o sobre representados, *e.g.,* en el caso de muestras de turberas o mallines es común encontrar altos valores de Cyperaceae. Así, si el objetivo es reconstruir la vegetación de los alrededores del depósito, este taxón debe eliminarse de la suma polínica total, dado que es un componente de la vegetación local del sitio de estudio y su consideración sesgará la presencia de los otros taxones (Fig. 7).

5. Productividad polínica diferencial y dispersión de taxones y su representación espacial. Entre los factores ambientales que influyen en la productividad polínica se encuentran variables climáticas, específicamente la temperatura que influye en el tiempo de floración (Huusko y Hicks, 2009); el patrón y la estructura de la vegetación que controla la disponibilidad de luz; y la ubicación en relación al rango de hábitat del taxón, ya que individuos estresados podrían ver afectada su producción polínica (Storme y Geelen, 2014). Además, como los granos de polen son morfológicamente distintos, el tamaño, la forma y los rasgos pueden ayudar o

---

Figura 6. Análisis de correspondencia de las muestras de polen superficial de áreas de bosque de canopeo cerrado y abierto. Las muestras correspondientes a comunidades esteparias se encuentran a un radio no mayor de 200 m de un parche de bosque. Los números del análisis de correspondencia corresponden al número de muestra y se muestran también en los mapas en la parte superior y los colores se corresponden con el tipo de parche. El aporte polínico a las muestras de sedimento superficial está vinculado a comunidades que se encuentran más allá de 500 m del punto de muestreo (ver muestras 23, 20, 14 y 13). En las imágenes satelitales, se observa que las muestras 13, 14, 20 y 23 se encuentran rodeadas por grandes masas boscosas y quedan asociadas a valores negativos del eje 1 del análisis de correspondencia (Sottile *et al.*, 2016).

dificultar la dispersión. Para comprender mejor el rango de influencias sobre la producción y dispersión polínica y los sesgos que presenta en los registros polínicos es importante el conocimiento del sistema actual, tanto de las características de los taxones componentes de cada comunidad como el estudio de las muestras actuales de sedimento o musgos para analizar la relación entre la vegetación y su representación polínica.

Las distancias de dispersión también están influenciadas por parámetros del viento, turbulencia, velocidad y dirección. De acuerdo con la velocidad del viento, los granos de polen pueden ser llevados a grandes distancias, a veces a cientos o miles de kilómetros (*e.g.*, *Nothofagus*). Sin embargo, es más frecuente que la concentración polínica sea mayor a pocas decenas de metros de la fuente emisora. Por estos motivos, tanto el modo de transporte y las propiedades aerodinámicas de los granos de polen, como el conocimiento previo de la vegetación a escala local (circundante al sitio de muestreo, ver sección Estudio de la representación polínica de la vegetación a partir de muestras de sedimento actual) y regional son relevantes para realizar reconstrucciones más precisas de las respuestas de la vegetación al cambio climático (Jackson y Lyford, 1999; Davis, 2000).

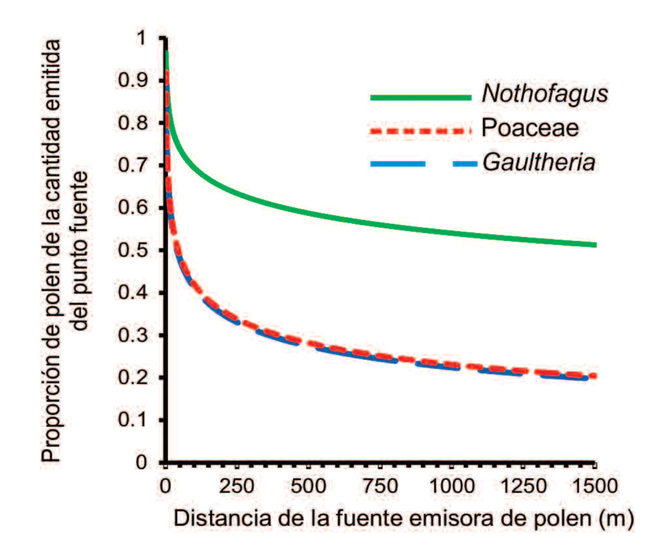


Figura 8. Patrones de depositación leptokúrticos de diferentes tipos polínicos simulados de acuerdo al modelo propuesto por Prentice (1985). Se consideraron constantes el parámetro de turbulencia (0,25) y el coeficiente de difusión vertical (0,12 $m^{1/8}$) en condiciones atmosféricas neutrales (Gregory, 1945; Chamberlain, 1955). Datos correspondientes a muestras del sudoeste de Santa Cruz (Fig. 6).

El modelo de Prentice (1985), se basa principalmente en la ley de Stoke, donde la velocidad terminal de los granos de polen depende del tamaño y la densidad de los mismos. Este modelo permite evaluar de manera inicial el comportamiento de diferentes tipos polínicos basándonos en sus propiedades aerodinámicas. La Figura 8 muestra el modelo esperado de dispersión/depositación de tres tipos polínicos en Patagonia que presentan tamaños diferentes. En esta comparación puede notarse cómo el tipo polínico *Nothofagus* presenta un porcentaje de caída mucho menor que los tipos polínicos Poaceae y *Gaultheria*, que podría explicarse debido a las diferencias en el tamaño de los granos (Prentice, 1985). Sin embargo, la similitud en el comportamiento de las variables Poaceae y *Gaultheria* evidencia algunas limitaciones de estos modelos, en particular, la falta en las ecuaciones de parámetros de dispersión, del efecto del tipo de polinización que presenta un taxón sea este zoófilo (*Gaultheria*) o anemófilo (Poaceae) y otros aspectos inherentes a la organización de las estructuras reproductivas, *e.g.*, el grado de exposición de las anteras por sobre la corola o la altura de las flores sobre el suelo, entre otras características. Por otro lado, la comparación entre Poaceae y *Nothofagus* permite reflexionar acerca de la sensibilidad de estos tipos polínicos respecto de los cambios en la vegetación que se dan a diferentes radios desde la fuente de emisión.

Aún no existen para el sur de América del Sur reconstrucciones cuantitativas de la vegetación a partir de registros polínicos de secuencias sedimentarias de lagunas o turberas. Una de las principales limitantes es que para ello, deben determinarse los coeficientes de productividad y dispersión polínica de los taxones más representativos de cada ecosistema y el área fuente relevante de polen de la cuenca sedimentaria que varía dependiendo del tamaño y del tipo de cuenca (lagos *versus* turberas) (Prentice y Parson, 1983; Jackson, 1994; Sugita, 1994; Broström *et al.*, 2004; Bunting *et al.*, 2004). Desde los aportes de Davis (1963) y Andersen (1970) se han realizado un gran número de estudios tendientes a explorar los coeficientes de producción polínica de diferentes taxones sobre todo en áreas del hemisferio norte (*e.g.*, Sugita, 1994; Calcote, 1995; Bunting, 2003; Mazier *et al.*, 2008; von Stedingk *et al.*, 2008; Commerford *et al.*, 2013; Li *et al.*, 2017).

Los primeros resultados cuantitativos de coeficientes de producción polínica y valores de base, producto de un aporte extralocal o regional fueron obtenidos en la estepa patagónica por Burry *et al.* (2001). Los autores presentaron modelos de regresión entre la cobertura vegetal y el porcentaje de polen para diferentes taxones de arbustos y hierbas, presentes en más del 50% en las muestras polínicas y en los censos de vegetación (*Mulinum*, tipo *Senecio*, Papilionoideae y Poaceae).

Más recientemente Sottile (2014) y Sottile *et al.* (2016) realizaron aproximaciones para modelar el coeficiente de producción polínica y los valores de base para el tipo polínico *Nothofagus* tipo *dombeyi*. Además, evaluaron el ajuste de estas regresiones considerando valores anidados de cobertura de *Nothofagus* spp. en anillos de diferentes radios alejándose de las muestras de sedimento superficial. La evaluación de la relación entre contenido polínico y la cobertura de *Nothofagus* mediante este tipo de regresiones presentó un mejor ajuste (r^2) para las mediciones realizadas a 1.500 m de radio de las muestras de polen de sedimento superficial. Esto sugiere, desde un punto de vista preliminar, que el área fuente relevante de polen para mallines y turberas se limitaría a 1.500 m alrededor de la cuenca sedimentaria (considerando solo al taxón *Nothofagus* tipo *dombeyi*). Este tipo de resultados permite enmarcar espacialmente los alcances de las reconstrucciones de los cambios de la vegetación del pasado a partir de registros polínicos de mallines y turberas. Además, el modelo de mayor ajuste, presenta valores de la ordenada al origen (valores de Y cuando X= 0) cercanos al 15% que representan un aporte extra-local a regional (*sensu* Jacobson y Bradshaw, 1981) de polen de *Nothofagus* que no responde a cambios en la cobertura de la vegetación dentro del área fuente relevante de polen (1.500 m). Este tipo de modelado junto con los modelos basados estrictamente en las características aerodinámicas del tipo polínico *Nothofagus* tipo *dombeyi* (Fig. 9) presentan señales de alerta a la hora de reconstruir cambios en la vegetación utilizando esta variable por sí sola como indicadora de cobertura de bosque. Por lo tanto, es preciso tener en cuenta que las variaciones en el registro fósil de *Nothofagus* tipo *dombeyi* que oscilen en un rango del 15% deberían cotejarse con cambios en otros taxones indicadores de distintos grados de cobertura de bosque de manera independiente (*e.g.*, mediante cambios en la concentración o en la tasa de acumulación polínica) para reconstruir con mayor grado de confianza cambios en la cobertura del bosque al menos dentro del área fuente relevante de polen.

Si bien los análisis empleados por Sottile (2014) y Sottile *et al.* (2016) son una aproximación útil para comenzar a discutir el alcance espacial de las reconstrucciones paleoecológicas a partir de diferentes secuencias sedimentarias, los desarrollos teóricos de Parson y Prentice (1981), Prentice y Parson (1983; Modelos ERV1 y ERV2, "*extended R-value*"), Prentice (1985), Sugita (1994, ERV3) y Bunting *et al.* (2013) permitieron modelar con mejor precisión la compleja relación entre la representación polínica y la vegetación.

En primer lugar, estos modelos discriminan el aporte de diferentes anillos concéntricos de vegetación utilizando funciones de ponderación de los valores de cobertura (*e.g.*, en función de la distancia al sitio fósil o la distancia al cuadrado). En segundo lugar, estos modelos evalúan el mejor ajuste de los valores de coeficientes de producción polínica y valores de base de múltiples tipos polínicos (los principales de cada ecosistema) de manera simultánea. A partir de técnicas estadísticas de máxima verosimilitud, puede distinguirse el área fuente relevante de polen para un tipo determinado de una secuencia fósil (turberas o lagos), y asociada a esta área, los coeficientes de producción polínica y valores de base para cada una de las principales variables polínicas que definen a ese ecosistema. Sin embargo, estos modelos han sido empleados mayoritariamente en ecosistemas europeos y algunos ecosistemas de América del Norte. La aplicación de los mismos para lograr reconstrucciones cuantitativas de la vegetación a partir del registro polínico de sedimentos de lagos y turberas es aún un camino por explorar y un desafío para América del Sur. Sin embargo, los antecedentes y el trabajo en desarrollo, se muestran auspiciosos para la adecuación de los modelos a la topografía y problemáticas de América del Sur al igual que lo hicieron Duffin y Bunting (2008) en las sabanas de África y Mariani *et al.* (2016) en Tasmania.

Combinando la relación polen/vegetación con un modelo de dispersión polínica (Jacobson y Bradshaw, 1981), un registro polínico fósil puede ser influenciado por aportes polínicos tanto local como extra-local. La secuencia fósil del

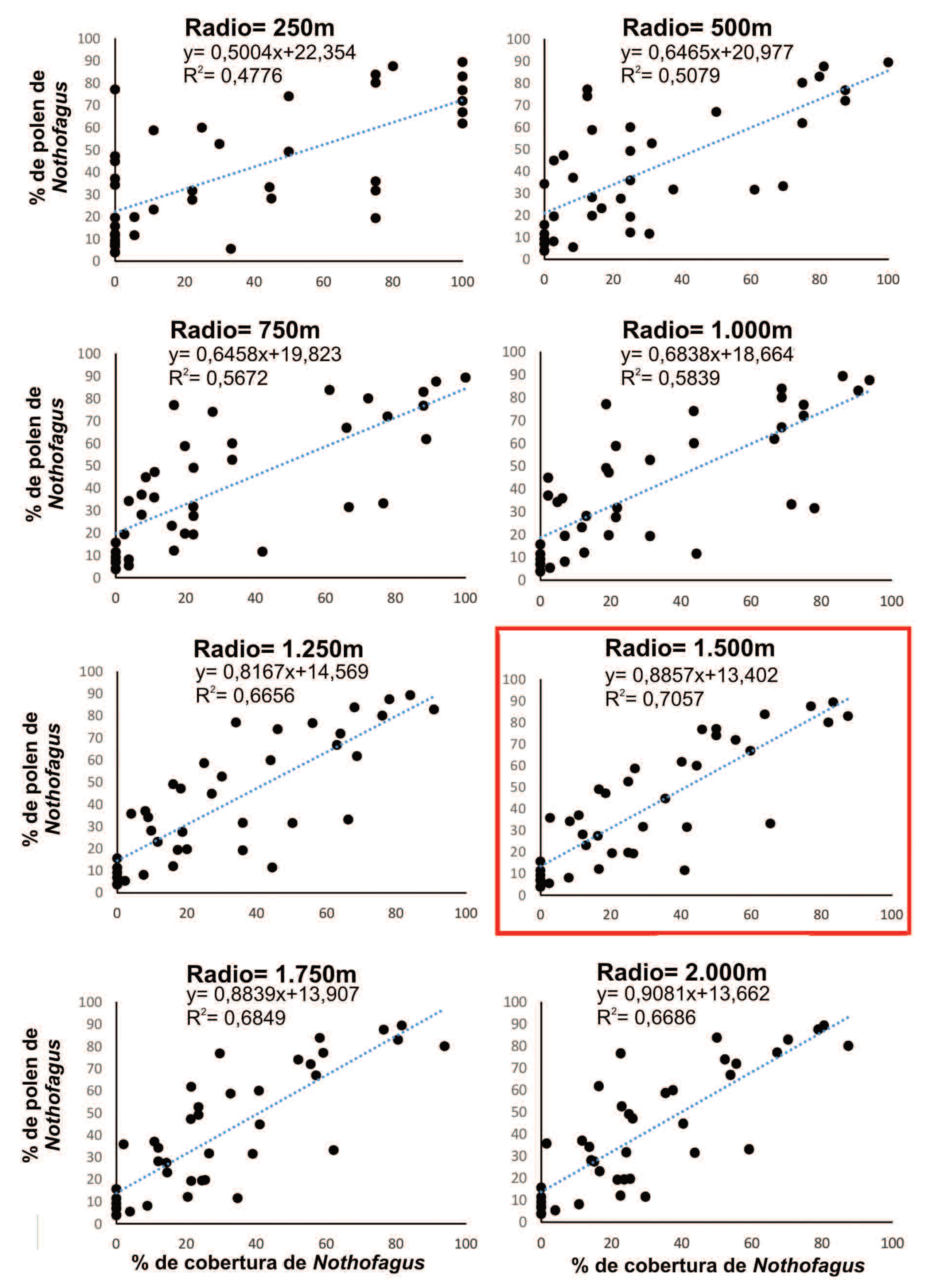


Figura 9. Correlación entre la cobertura de *Nothofagus* y el porcentaje en polen de *Nothofagus* de muestras de musgos (modificado de Sottile *et al*., 2016). El mejor ajuste (r^2) se alcanza a los 1.500 m de radio de las muestras de superficie (recuadro rojo).

Mallín Paisano Desconocido (Fig. 1) (Bamonte *et al.*, 2015) muestra la influencia de ambos tipos de aportes (Fig. 10). Los distintos porcentajes de polen de *Nothofagus* tipo *dombeyi* pueden estar relacionados a variaciones en el desarrollo del bosque que se extiende a *ca.* 3 km hacia el oeste del sitio de muestreo, o a los cambios en la intensidad de los vientos del oeste (polen extra-local). Por otra parte, los tipos polínicos de hierbas y/o arbustos (usualmente con menor dispersión) representan un aporte polínico local y permiten hipotetizar acerca de las variaciones locales de la vegetación extra-andina. La relación entre los aportes local y extra-local de la vegetación y la vegetación reconstruida permitió comparar la sincronización y la variabilidad de las fases y anti fases del régimen de humedad en Patagonia (Bamonte *et al.*, 2015; Echeverría *et al.*, 2017).

Otra de las características que afecta significativamente la representación de los diferentes taxones son los diferentes tipos de polinización. En los ambientes áridos de Patagonia, la mayor parte de la vegetación presenta características entomófilas y muy baja producción, por lo cual casi siempre se encuentra sub-representada en el espectro polínico. Marcos y Mancini (2012) utilizaron índices de representación y asociación para analizar las propiedades de producción y dispersión polínica y su relación con las comunidades vegetales del Monte en el área del Golfo San Matías, Patagonia Norte (Figs. 1, 11).

En este ejemplo, el cálculo de los índices mencionados permitió inferir que la relación polen-vegetación no solo está determinada por condiciones locales y regionales sino también por las diferencias en la producción y la dispersión polínica. Se observa que la relación entre el polen y la vegetación de la comunidad psammófita y la comunidad de transición psammófita-estepa arbustiva están determinadas por condiciones edáficas locales. Mientras, los conjuntos polínicos y de la vegetación de la comunidad de transición psammófita-estepa arbustiva y la estepa arbustiva reflejan las comunidades arbustivas típicas del Monte a escala regional, con características entomófilas y subrepresentadas en el conjunto polínico.

6. Precisión taxonómica y la comparación con la vegetación de cada área. La taxonomía de los granos de polen no siempre se puede resolver a nivel de especie o género, de modo que cuando se tienen taxones de grupos palinológicamente indistinguibles y con requerimientos ecológicos diferentes, es complicada la interpretación del área donde crecieron las plantas. Poaceae es una de las familias problemáticas (Bunting, 2008; Schuler y Behling, 2011), ya que ocupa distintas comunidades que se extienden bajo diferentes condiciones ambientales desde la Cordillera de los Andes hasta la costa patagónica. Por ejemplo, las estepas representadas por *Festuca* spp. o por *Stipa* spp. dominan en situaciones más húmedas o más secas, respectivamente. Otro caso es el género *Nothofagus* tipo *dombeyi*, donde no se pueden distinguir las diferentes especies que dominan en los bosques subantárticos (Heusser, 1971; Fernández *et al.*, 2016). Así, el género y las categorías taxonómicas superiores presentan dificultades como indicadores de la biodiversidad. Desde el punto de vista de la paleoecología las especies son los indi-

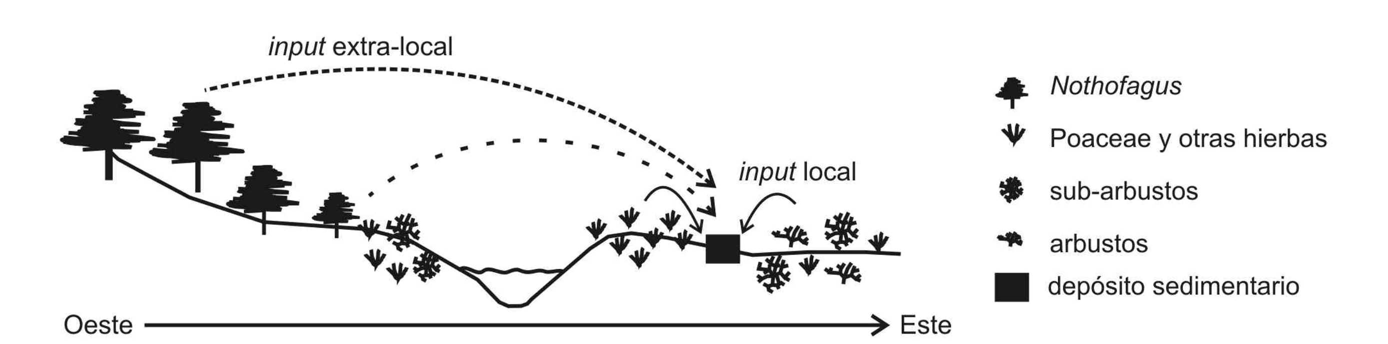
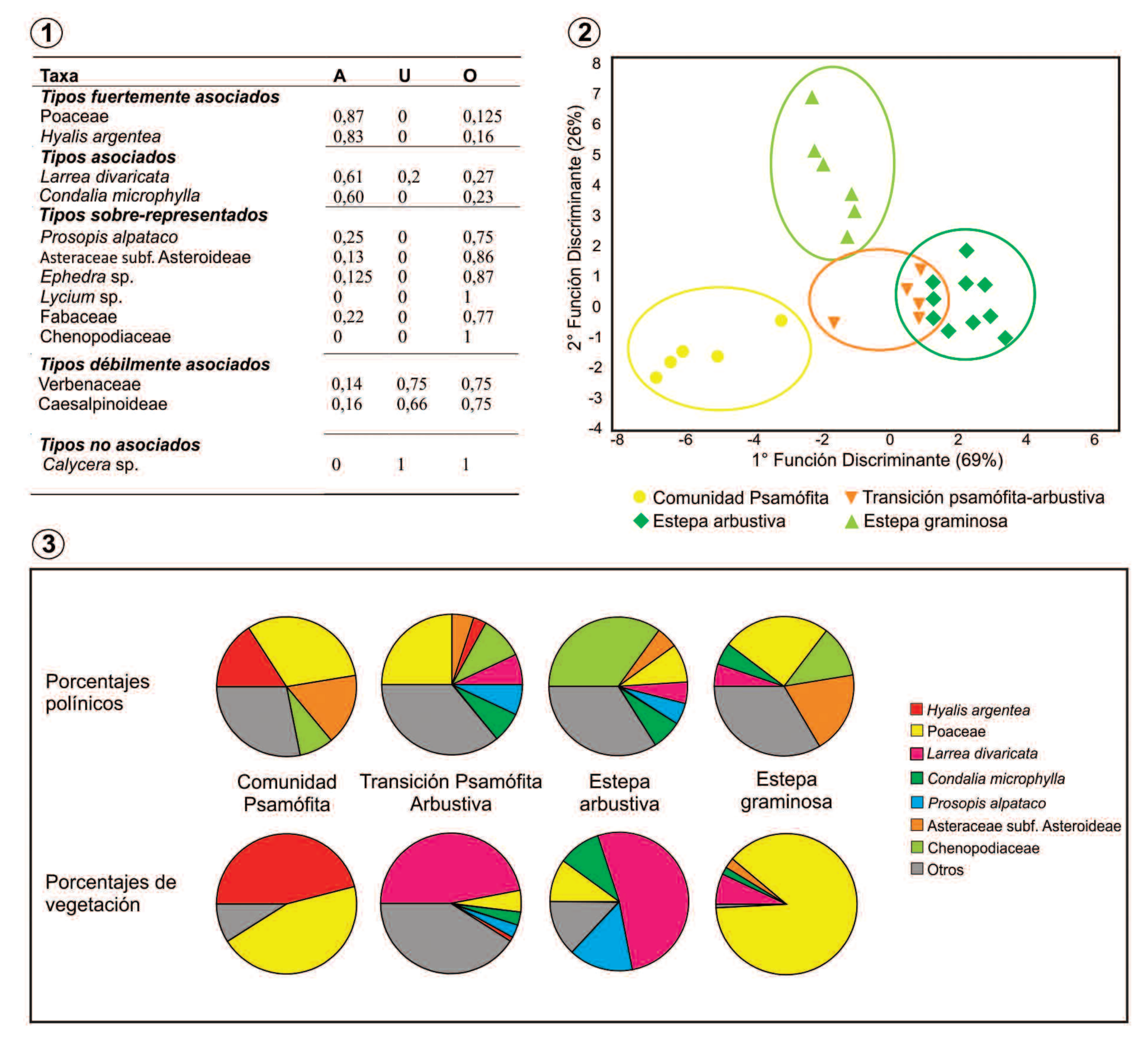


Figura 10. Modelo esquemático del *input* polínico local (flechas continuas) y extra-local (flechas punteadas) basado en Jacobson y Bradshaw (1981).

cadores efectivos en relación a rasgos ecológicos y ambientales, mientras que las categorías taxonómicas más altas comprometen la confiabilidad de las reconstrucciones paleoecológicas (Birks y Birks, 1980). Por lo tanto, en la selección de las variables que se utilizarán como indicadoras de los cambios de la vegetación en el pasado, es preferible considerar conjuntos polínicos indicadores en lugar de variables indicadoras individuales. Aunque la diversidad polínica no es un indicador directo para la diversidad de las plantas, las tendencias en ambos pueden mostrar paralelismos útiles para las reconstrucciones

Los análisis de rarefacción han sido muy utilizados para realizar cálculos de diversidad polínica y así interpretar los cambios en la diversidad polínica del registro fósil en términos de cambios en la diversidad vegetal del pasado (*e.g.*, Birks y Line, 1992; Odgaard, 1999, 2001; Giesecke *et al.*,



Taxa	A	U	O
Tipos fuertemente asociados			
Poaceae	0,87	0	0,125
Hyalis argentea	0,83	0	0,16
Tipos asociados			
Larrea divaricata	0,61	0,2	0,27
Condalia microphylla	0,60	0	0,23
Tipos sobre-representados			
Prosopis alpataco	0,25	0	0,75
Asteraceae subf. Asteroideae	0,13	0	0,86
Ephedra sp.	0,125	0	0,87
Lycium sp.	0	0	1
Fabaceae	0,22	0	0,77
Chenopodiaceae	0	0	1
Tipos débilmente asociados			
Verbenaceae	0,14	0,75	0,75
Caesalpinoideae	0,16	0,66	0,75
Tipos no asociados			
Calycera sp.	0	1	1

Figura 11. 1, Índices de asociación y representación del conjunto polínico actual; **2,** Análisis discriminante de las muestras de superficie del Monte de las principales comunidades vegetales; **3,** Comparación polen-vegetación de las comunidades vegetales. Los valores corresponden a porcentajes de cobertura de los censos de cada comunidad de vegetación y porcentajes polínicos de las muestras de superficie respectivas (Marcos y Mancini, 2012).

2012; Marcos *et al.*, 2012; Sottile *et al.*, 2012; Echeverría *et al.*, 2014). Sin embargo, es necesario analizar el grado de correspondencia entre la riqueza polínica en muestras de superficie y la riqueza polínica presente en la vegetación para cada ecosistema ya que esta relación no siempre es tan directa y porque el modelado de estos parámetros permite aumentar el grado de confianza y su alcance como indicador de paleobiodiversidad (*e.g.*, Goring *et al.*, 2013; Matthias *et al.*, 2015).

Respecto a la relación entre la riqueza polínica y la riqueza de la vegetación hay dos aspectos importantes a considerar*:* a) mientras la relación entre el número de tipos polínicos y el número de especies en la vegetación sea muy inferior a 1, entonces este estimador tendrá mayor sesgo, y b) en ecosistemas formados por gran número de especies que presenten limitaciones en cuanto a la producción o dispersión esta relación podría presentar importantes distorsiones. Un ejemplo de correlación positiva entre la riqueza de tipos polínicos y la riqueza específica de la vegetación con un alto grado de ajuste (r^2= 0,7611) es el encontrado en las comunidades del ecotono bosque-estepa entre los 48° y 50° S (Fig. 12.1). Esto implica que la riqueza polínica es un indicador que subestima la riqueza vegetal, sin embargo el alto grado de ajuste de la función de regresión entre estos parámetros para estos ecosistemas permite sostener a la riqueza polínica como un buen estimador de la variabilidad de la diversidad vegetal en el pasado. La Figura 12.2 también corrobora el uso de la riqueza polínica como indicador de la diversidad vegetal, pero desde el punto de vista de la dispersión-depositación dado que existe una correlación altamente positiva y con buen ajuste (r^2= 0,52).

7. Análisis de múltiples indicadores. En las últimas décadas los estudios de múltiples indicadores han tomado gran desarrollo. Recasens *et al.* (2012) ilustran su importancia para responder preguntas en relación a la evolución del medio ambiente durante el Cuaternario tardío en América del Sur. La incorporación de ciertos indicadores al análisis polínico da una imagen más detallada de la composición de la vegetación, permitiendo una mejor comprensión de las tendencias paleoclimáticas del hemisferio sur y su relación en el sistema climático global y, por lo tanto, una reconstrucción ambiental y climática más precisa. El estudio de partículas de carbón sedimentario (Sottile *et al.*, 2012, 2018), restos leñosos carbonizados (Marcos y Ortega, 2014), macrofósi-

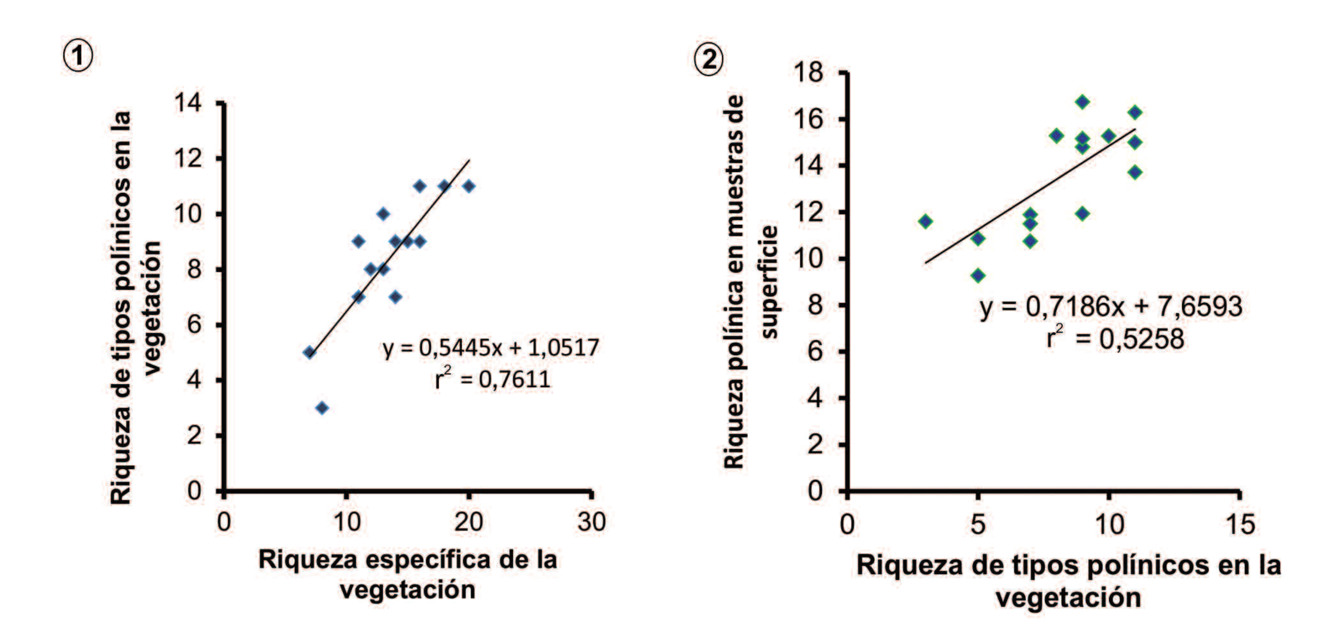


Figura 12. 1, Correlación entre la riqueza de tipos polínicos presentes en la vegetación y la riqueza específica presente en censos de vegetación de árboles y sotobosque ubicados en un radio de 20 m de la muestra de superficie; **2,** Correlación entre la riqueza de tipos polínicos en muestras de superficie y la riqueza de tipos polínicos presentes en la vegetación del ecotono bosque-estepa de Santa Cruz entre los 48 y 50° S.

les vegetales (Echeverría, 2016; Echeverría y Mancini, 2018), diatomeas (Fernández, 2013; Marcos *et al.*, 2014) e isótopos, tanto en sitios no arqueológicos como arqueológicos, han aportado información complementaria al análisis polínico, fortaleciendo las interpretaciones cuando se estudiaron en conjunto.

Las partículas de carbón vegetal sedimentario son producto de la combustión incompleta de la materia orgánica, por lo que proveen evidencia directa sobre la actividad de incendios en el pasado (Whitlock y Larsen, 2001). Desde los trabajos pioneros de Iversen (1941), el análisis de partículas de carbón fósiles ha sido ampliamente utilizado y se ha convertido en una herramienta importante para la reconstrucción de la historia de incendios a través de lapsos que no pueden ser estudiados a partir de cicatrices de fuego bajo la técnica dendrocronológica (Conedera *et al.*, 2009).

Durante las últimas décadas se han desarrollado grandes avances en el entendimiento de la producción, dispersión y depositación de micro y macro-partículas de carbón, así como en el desarrollo de métodos cuantitativos y técnicas para la calibración de los registros para la reconstrucción de la historia de incendios (*e.g.*, Clark, 1988; Whitlock y Larsen, 2001; Higuera *et al.*, 2007, 2009). La mayor parte de los modelos está desarrollada para depósitos de lagos que presentan mayor sensibilidad que los registros de turberas (Conedera *et al.*, 2009). Sin embargo, existe gran cantidad de estudios de macro-partículas de carbón a partir de secuencias de turberas, en especial en el sur de América del Sur, que han sido de gran utilidad para la reconstrucción de la historia de incendios desde la transición Pleistoceno/Holoceno (*e.g.*, Heusser, 2003; Huber *et al.*, 2004; Sottile *et al.*, 2012, 2018; Echeverría *et al.*, 2014).

La antracología es una disciplina basada en el estudio de los restos leñosos carbonizados procedentes de contextos arqueológicos (Ford, 1979). Entre los contextos humanos en que puede aparecer carbón para analizar se encuentran fuegos para alumbrar, para cocinar, para hacer señales, etc. Por ejemplo, en la costa del Golfo San Matías (Fig. 1) y con el objetivo de estimar las condiciones paleoambientales en el área y el uso de los recursos leñosos por las poblaciones humanas, se realizaron estudios polínicos y antracológicos. En base a los carbones recuperados durante las excavaciones

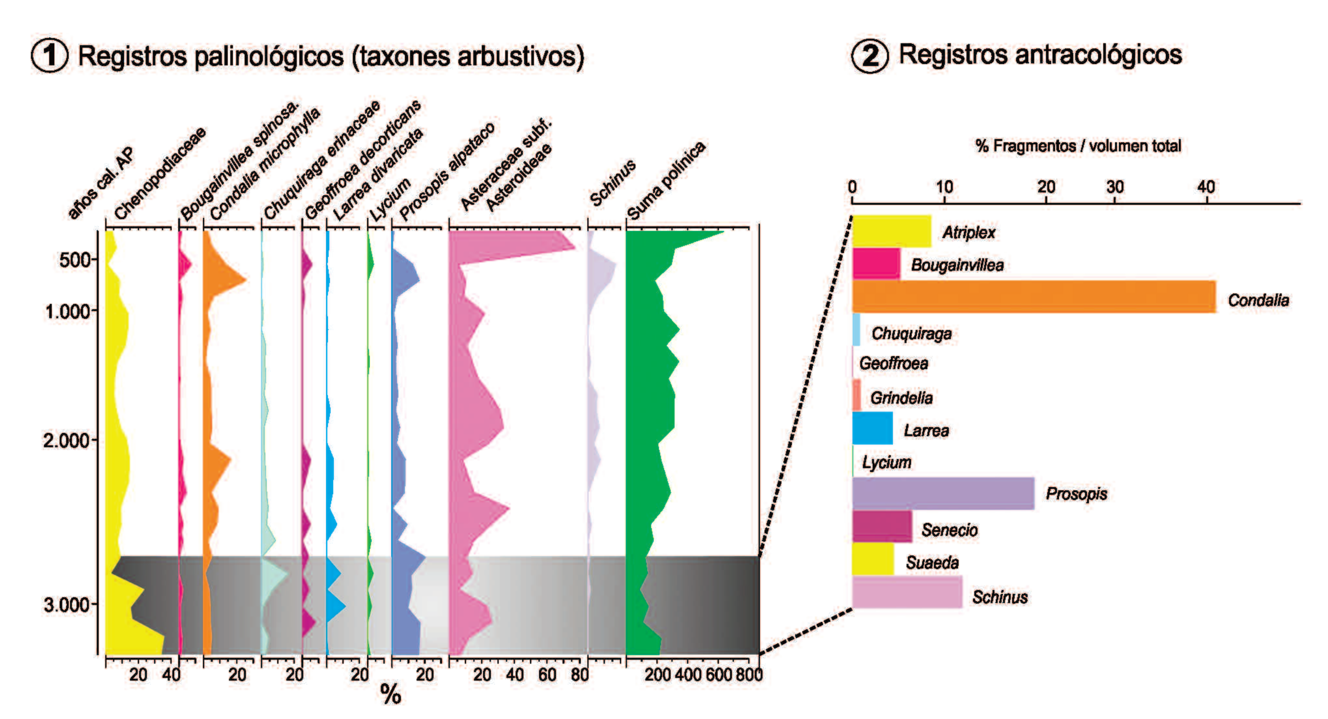


Figura 13. Comparación de registros polínicos y antracológicos asociados a la utilización de recursos leñosos como combustible y disponibilidad del mismo condicionado por los factores ambientales y/o culturales durante el Holoceno Tardío (3.000 años cal. AP) en Bajo de la Quinta (Fig. 1).

arqueológicas, se analizaron los recursos leñosos utilizados para el encendido de fuegos y se infirieron las estrategias de recolección de los mismos (Fig. 13). La forma de selección de leños por parte de los grupos cazadores-recolectores estuvo condicionada no solo por la oferta ambiental (*Prosopis, Schinus*), sino también por variables culturales (*Condalia*, *Chuquiraga*) como las capacidades técnicas de los grupos y aspectos socio-económicos y simbólicos (Marcos y Ortega, 2014).

Los macrofósiles vegetales permiten superar las limitaciones taxonómicas de los datos polínicos. También, por la naturaleza local de los macrofósiles, es posible identificar taxones pobremente representados en los conjuntos polínicos debido a la baja productividad, pobre dispersión (sobre todo entomófilos), o baja preservación (Echeverría y Mancini, 2018).

La composición elemental e isotópica de carbono y nitrógeno, es otro indicador que se basa en la determinación del origen de la materia orgánica preservada en los sedimentos, la cual puede provenir de diferentes fuentes, tales como fitoplancton de agua dulce y/o plantas vasculares C3 o C4 (Pessenda y Camargo, 1991; Castro *et al.*, 2010; Pessenda *et al.*, 2010). En ecosistemas acuáticos continentales el CO_2 disuelto es incorporado a la materia orgánica de origen terrestre. En base a los valores de $\delta^{13}C$ encontrados en los sedimentos se puede inferir el tipo de vegetación que se encontraba en el pasado. Así, la composición isotópica del carbono de la materia orgánica preservada en una se-

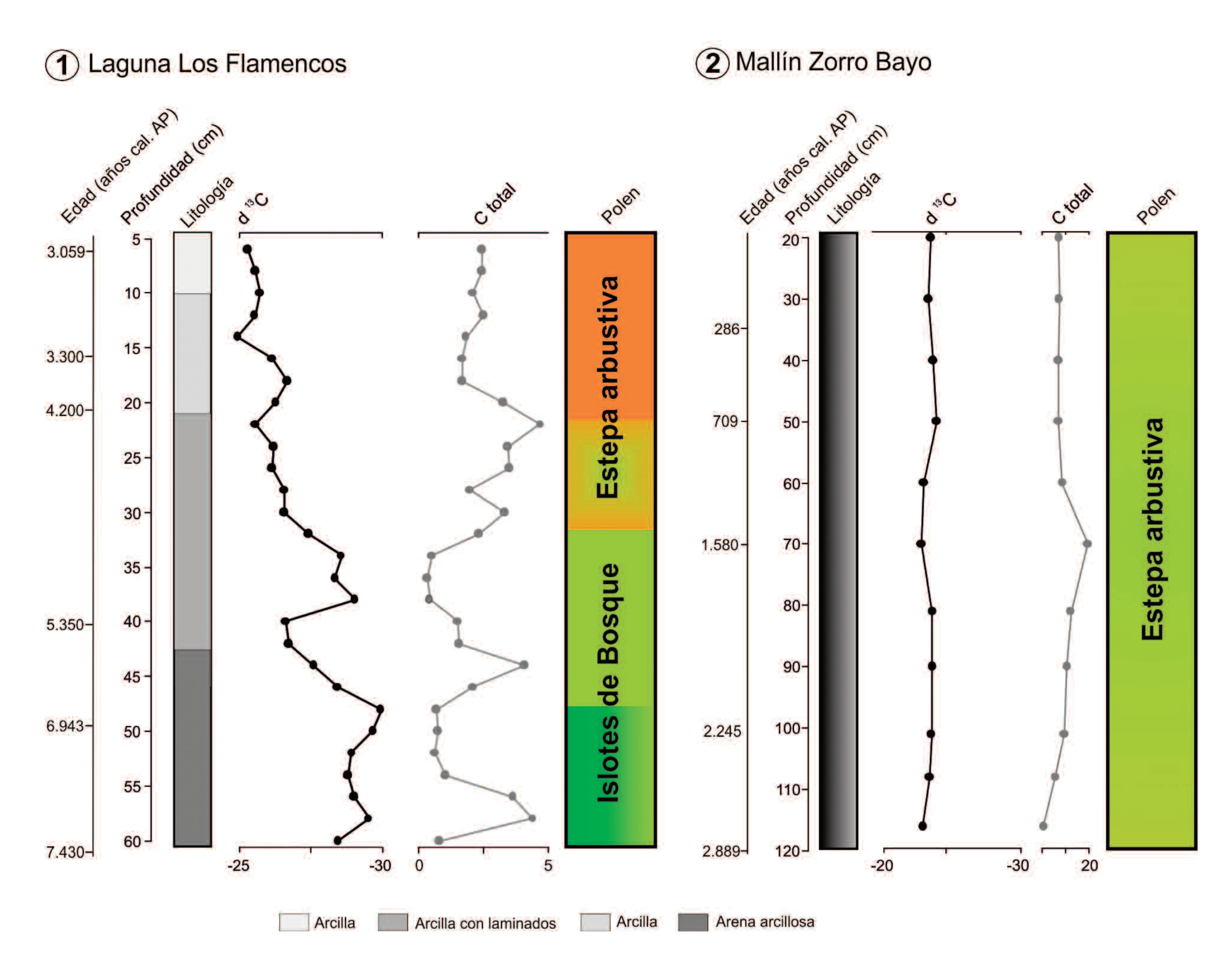


Figura 14. Datos de isótopos en las secuencias sedimentarias de Laguna Los Flamencos y Mallín Zorro Bayo, noroeste de Santa Cruz (Fig. 1), asociados a la reconstrucción de la vegetación por análisis polínico.

cuencia reflejará la presencia de plantas C3 o C4 de las comunidades vegetales del pasado. Esta información se usa como registro de los cambios ocurridos en la vegetación y como base de las inferencias paleoclimáticas.

En el ejemplo ilustrado en la Figura 14 se muestran los resultados preliminares del uso de isótopos asociado a la información polínica para reconstruir el paleoambiente en dos secuencias sedimentarias del noroeste de Santa Cruz (Laguna Los Flamencos y Mallín Zorro Bayo, Fig. 1). Entre *ca*. 7.430 y 6.943 años cal. AP los resultados polínicos indican condiciones de mayor humedad. Estos resultados se correlacionan con los valores de $\delta^{13}C$ más enriquecidos y la relación C/N que indican la presencia de especies C3 (Fig. 14.1). Esto estaría indicando un ambiente estepario con la presencia de taxones de bosque relacionado con condiciones más húmedas. Entre *ca*. 6.943 y 5.350 años cal. AP los cambios de los valores de los tipos polínicos representan una estepa arbustiva que puede relacionarse con condiciones menos húmedas. Estos resultados se correlacionan con una disminución de $\delta^{13}C$ y C/N indicando especies C3 menos enriquecidas (vegetación arbustiva sin taxones de bosque) (Fig. 14.1). A partir de *ca*. 5.350 años cal. AP la reconstrucción de la vegetación indica condiciones menos húmedas. Esto se condice con los menores valores de $\delta^{13}C$ que presenta la zona y bajos valores de C/N. En los últimos centímetros de la secuencia se observa la presencia de tipos polínicos acuáticos indicando una situación lacustre, lo cual se corresponde con los menores valores de C/N que dan información de la presencia de condiciones lacustres para este periodo. Condiciones similares son observadas a partir de *ca.* 2.889 años cal. AP en la secuencia Zorro Bayo (Fig. 14.2). La información de $\delta^{15}N$ a lo largo de la secuencia indica origen terrestre de la materia orgánica, lo cual indicaría un cuerpo de agua de poca profundidad. Los resultados polínicos fueron analizados en conjunto con los datos isotópicos (Fig. 14) permitiendo inferir un cambio en la vegetación desde una transición bosque-estepa arbustiva a partir del Holoceno Medio ($\delta^{13}C$ más empobrecidos) hasta el desarrollo de una estepa arbustiva ($\delta^{13}C$ menos empobrecidos) durante el Holoceno Tardío en el noroeste de Santa Cruz.

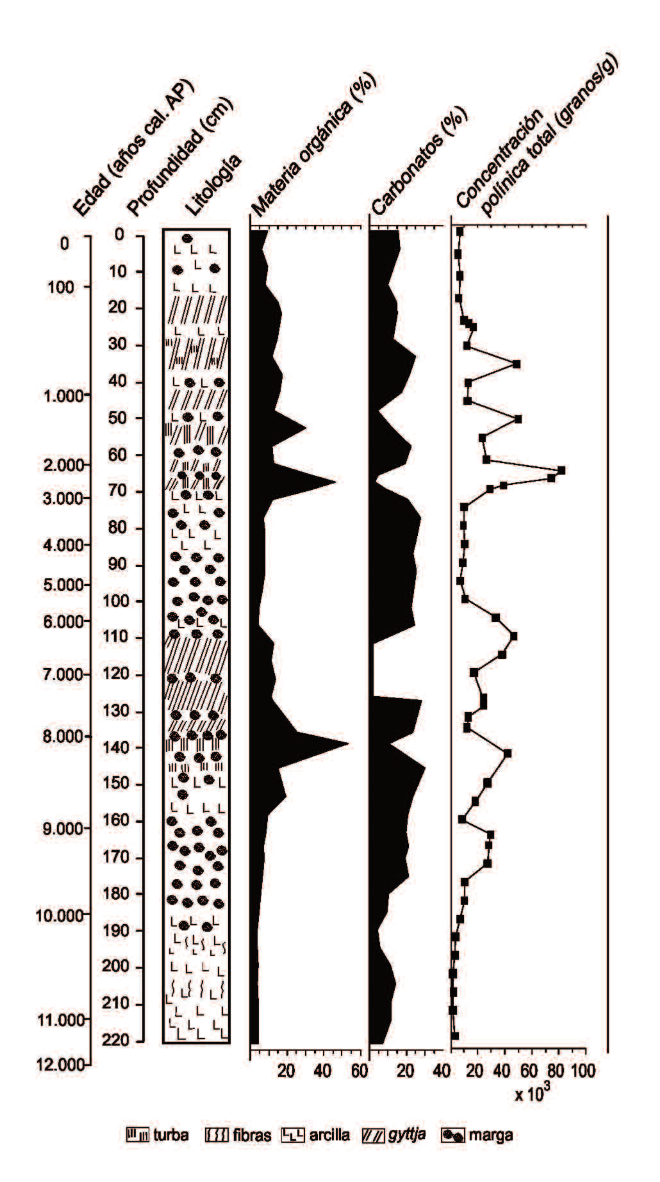


Figura 15. Columna estratigráfica y curvas mostrando los porcentajes de materia orgánica y carbonatos y concentración polínica total en función de la edad y profundidad para el Mallín La Tercera (Fig. 1).

Un complemento a la caracterización litológica y estratigráfica de las muestras de sedimento, es determinar la cantidad de materia orgánica y de carbonatos contenidos en los sedimentos mediante la técnica de pérdida por ignición (LOI; *loss-on-ignition*). Un ejemplo de su aplicación es la interpretación del contenido de materia orgánica y carbonatos en porcentajes junto con la descripción litoestratigráfica y la concentración polínica total en la secuencia del Mallín La Tercera en el sudoeste de Patagonia (Figs.1, 15). Hasta *ca.* 10.000 años cal. AP, el depósito podría corresponder a un ambiente de baja energía tipo humedal, caracterizado por las arcillas y poca materia orgánica. Posteriormente, el incremento en la materia orgánica y los carbonatos junto con

el tipo de sedimento descripto (capas de marga, *gyttja* y turba) podrían relacionarse con el incremento de la temperatura desde comienzos del Holoceno (Bamonte y Mancini, 2011).

CONSIDERACIONES FINALES

En la interpretación de los registros polínicos fósiles para reconstrucciones paleoecológicas en Patagonia se han considerado los procesos que afectan la producción, dispersión, sedimentación, preservación, así como las técnicas de procesamiento de sedimentos y recuento de los conjuntos polínicos. Los patrones de dispersión y depositación polínica en relación a la vegetación han sido validados por los análisis polínicos de sedimento y de vegetación actual. Así, los trabajos realizados en Patagonia permiten realizar las siguientes consideraciones en cuanto a:

1. Estudio del sistema actual. La realización de censos de vegetación en los sitios donde se colectaron muestras de sedimento superficial permitió conocer la diversidad florística para compararla con la diversidad polínica en muestras del bosque, del ecotono bosque-estepa y de las estepas graminosas, arbustivas y subarbustivas de Patagonia. Estas relaciones han mejorado la interpretación de la representación de la vegetación en los registros polínicos. El conjunto de datos de vegetación y de polen actual obtenidos en los últimos años permitió comenzar con la reconstrucción cuantitativa de la vegetación ampliando el marco de la disciplina. Estos estudios también permitieron conocer el requerimiento ecológico de los taxones involucrados para entender la relación entre el indicador a utilizar y la variable ambiental a reconstruir.

2. Selección de sitios. Una de las ventajas de los estudios paleoecológicos sobre la base de indicadores contenidos en sedimentos de lagos, lagunas o mallines es que tienen una resolución temporal mayor que los realizados en secuencias obtenidas de sitios arqueológicos. En algunas áreas fue posible comparar ambos tipos de registros y complementar las reconstrucciones a partir de muestras obtenidas en sitios arqueológicos. Si bien estos depósitos suelen ser discontinuos, considerar los sesgos bióticos y abióticos y los aspectos tafonómicos permitió utilizarlos para reconstrucciones paleoambientales en áreas donde lagos, lagunas o mallines no están presentes. Los casos analizados en la provincia de Santa Cruz han brindado importante información sobre los cambios de la vegetación durante diferentes momentos del Holoceno y fue posible vincularlos con la dinámica de las ocupaciones humanas.

3. Uso de múltiples indicadores. La integración de la información proveniente de indicadores biológicos (polen, macrorrestos vegetales, partículas de carbón sedimentarias) y físicos (susceptibilidad magnética, isótopos, LOI) redujo las incertidumbres en la reconstrucción de los cambios en la vegetación y de los cambios ambientales. Para reforzar las reconstrucciones se consideraron los aspectos tafonómicos que afectaron a cada uno de estos indicadores de acuerdo al ambiente de depositación, y en lo posible se obtuvieron los diferentes indicadores de la misma secuencia sedimentaria, para enmarcar los cambios observados en una cronología confiable.

4. Integración a escala regional. El análisis de sitios individuales aportó al conocimiento de la respuesta de la vegetación a escala local o a mesoescala y representó la base para la integración de información y la generación de síntesis espaciales de la dinámica de las comunidades. La integración de registros polínicos y de otros indicadores de distintos archivos sedimentarios obtenidos en diferentes comunidades vegetales desde el bosque en la zona cordillerana a las estepas en diferentes áreas de la meseta patagónica, permitió establecer cómo variaron estas comunidades en respuesta a diferentes forzantes en el pasado. La localización de sitios con baja actividad antrópica actual y aquellos que han sido impactados durante el último siglo permitió evaluar si la composición de las comunidades actuales es el resultado de la actividad humana o es simplemente parte de la variabilidad natural del ecosistema.

Este trabajo es una síntesis de los aspectos teóricos y metodológicos más importantes a tener en cuenta en los estudios paleoecológicos, ejemplificados con los trabajos realizados por los autores en la Patagonia argentina en las distintas comunidades vegetales, desde el bosque a las diferentes estepas extra-andinas, con sus características ambientales y las posibilidades de análisis que presentan. Sin embargo, la escasa disponibilidad de registros fósiles continuos a lo largo del gradiente de precipitación oeste-este aún desafía la comprensión de los cambios ambientales ocurridos en Patagonia sur en el pasado. Además, algunos

de los indicadores ejemplificados solo han sido recientemente aplicados en algunas de las secuencias fósiles estudiadas. Por lo tanto, en secuencias estudiadas y en las futuras se ampliarán y profundizarán algunos aspectos de la composición y dinámica de la vegetación, en especial para momentos con cambios ambientales importantes (*e.g.,* transición Pleistoceno/Holoceno o momentos de establecimiento del bosque durante el Holoceno Medio y los últimos 2.000 años cal. AP) con el aporte de los diferentes indicadores analizados.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a dos revisores anónimos por las sugerencias que permitieron mejorar este trabajo. A la Universidad Nacional de Mar del Plata (EXA 807/16 y EXA 836/17), a CONICET (PIP 414/15) y al FONCYT (PICT 763/15), por el apoyo financiero para esta investigación.

REFERENCIAS

Adam, D.P. y Merhinger, P.J. 1975. Modern pollen surface sample: analysis of subsamples. *Journal of the Research of the US Geological Survey* 3: 733–736.

Andersen, S. 1970. The relative pollen productivity and pollen representation of North European trees, and correction factors for tree pollen spectra. *Geological Survey of Denmark II* 96: 1–99.

Ariztegui, D., Anselmetti, F.S., Gilli, A. y Waldmann, N. 2008. Late Pleistocene environmental change in eastern Patagonia and Tierra del Fuego - A limnogeological approach. En: J. Rabassa (Ed.), *The Late Cenozoic of Patagonia and Tierra del Fuego. Developments in Quaternary Science*. Elsevier, Amsterdam, p. 241–253.

Auer, V. 1949. Las capas volcánicas como base de la cronología postglacial en Fuego Patagonia. *Revista de Investigaciones Agrícolas* 3: 49–208.

Auer, V. y Cappannini, D. 1957. La erosión en la región de los lagos San Martín y Tar. *IDIA,* p. 7–27.

Bamonte, F.P. y Mancini, M.V. 2009. Características ambientales del ecotono bosque-estepa durante el Holoceno medio (Santa Cruz, Argentina). En: M. Salemme, F. Santiago, M. Álvarez, E. Piana, M. Vázquez, y M.E. Mansur (Eds.), *Arqueología de Patagonia: una mirada desde el último confín.* Editorial Utopías, Ushuaia, p. 881–892.

Bamonte, F.P. y Mancini, M.V. 2011. Palaeoenvironmental changes in the forest-steppe ecotone since the Pleistocene–Holocene transition: pollen analysis from a wetland in Southwest of Patagonia (Argentina). *Review of Palaeobotany and Palynology* 165: 103–110.

Bamonte, F.P., Mancini, M.V., Belardi, J.B. y Espinosa, S. 2013. Inferencias paleoambientales a partir del análisis polínico de sitios arqueológicos del Área del Lago San Martín (Santa Cruz, Argentina). *Magallania* 41: 155–169.

Bamonte, F.P., Mancini, M.V., Sottile, G.D., Marcos, M.A. y Gogorza, C. 2015. Vegetation dynamics from Lago San Martín area (Southwest Patagonia, Argentina) during the last 6500 cal B.P. *Vegetation History and Archaeobotany* 24: 267–277.

Batista, W.B, Taboada, M.A., Lavado, R.S., Perelman, S.B. y León, R.J.C. 2005. Asociación entre comunidades vegetales y suelos en el pastizal de la Pampa Deprimida. En: M. Oesterheld, M.R. Aguiar, C.M. Ghersa, y J.M. Paruelo (Eds.), *La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas. Un homenaje a Rolando J.C. León*. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, p. 113–127.

Belardi, J.B., Espinosa, S., Carvallo Marina, F. *et al.* 2010. Las cuencas de los Lagos Tar y San Martín (Santa Cruz, Argentina) y la dinámica del poblamiento humano del sur de Patagonia: integración de los primeros resultados. *Magallania* 38: 137–159.

Birks, H.J.B. y Birks, H.H. 1980. *Quaternary Palaeoecology.* The Blackburn Press, New Jersey, 289 p.

Birks, H.J.B. y Gordon, A.D. 1985. *Numerical methods in Quaternary pollen analysis*. Acad. Press, London/Orlando, 317 p.

Birks, H.J.B. y Line, J.M. 1992. The use of Rarefaction Analysis for estimating palynological richness from Quaternary Pollen-Analytical Data. *The Holocene* 2: 1–10.

Broström, A., Sugita, S. y Gaillard, M.J. 2004. Pollen productivity estimates for the reconstruction of past vegetation cover in the cultural landscape of southern Sweeden. *Holocene* 14: 368–381.

Bunting, M.J. 2003. Pollen–vegetation relationships in nonarboreal moorland taxa. *Review of Palaeobotany and Palynology* 125: 285–298.

Bunting, M.J. 2008. Pollen in wetlands: using simulations of pollen dispersal and deposition to better interpret the pollen signal. *Biodiversity and Conservation* 17: 2079–2096.

Bunting, M.J., Farrel, M., Broström, A. *et al.* 2013. Palynological perspectives on vegetation survey: a critical step for model-based reconstruction of Quaternary land cover. *Quaternary Science Reviews* 82: 41–55.

Bunting, J., Gaillard, M-J., Sugita, S., Middleton, R. y Brostöm, A. 2004. Vegetation structure and pollen source area. *The Holocene* 15: 651–660.

Burry, L.S., Trivi de Mandri, M.E. y D'Antoni, H.L. 2007. Modern analogues and pastenvironments in central Tierra del Fuego, Argentina. *Anales Instituto Patagonia* (Chile) 35: 5–14.

Burry, L.S., Trivi de Mandri, M.E., Palacio P.I. y Lombardo, M.C. 2001. Relaciones polen-vegetación de algunos taxa de la estepa patagónica (Argentina). *Revista Chilena de Historia Natural* 74: 419–427.

Calcote, R. 1995. Pollen source area and pollen productivity: Evidence from forest hollow. *Journal of Ecology* 83: 591–602.

Castro, D.F., Rosseti, D.F. y Pessenda, L.C. 2010. Facies δ13C, δ15N and C/N analyses in a late Quaternary compound estuarine fill, northern Brazil and relation to sea level. *Marine Geology* 274: 135–150.

Chamberlain, A.C. 1955. Aspects of Travel and Deposition of Aerosol and Vapour Clouds. *Atomic Energy Research Establishment Report* HP/R 1261: 1–35.

Clark, J.S. 1988. Particle motion and the theory of charcoal analysis: source area, transport, deposition, and sampling. *Quaternary Research* 30: 67–80.

Commerford, J.L., McLauchlan, K.K. y Sugita, S. 2013. Calibrating vegetation cover and grassland pollen assemblages in the Flint Hills of Kansas, USA. *American Journal of Plant Sciences* 4: 1–10.

Conedera, M., Tinner, W., Neff, C., Meurer, M., Dickens, A.F. y Krebs, P. 2009. Reconstructing past fire regimes: methods, applications, and relevance to fire management and conservation. *Quaternary Science Reviews* 28: 555–576.

Davis, M.B. 1963. On the theory of pollen analysis. *American Journal*

of Science 261: 897–912.

Davis, M.B. 2000. Palynology after Y2K – understanding the source area of pollen in sediments. *Annual Review of Earth and Planetary Science* 28: 1–18.

de Porras, M.E., Mancini, M.V. y Prieto, A.R. 2011. Modern pollen analysis in caves at the Patagonian steppe, Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology* 166: 335–343.

Duffin, K.I. y Bunting, M.J. 2008. Relative pollen productivity and fall speed estimates for southern African savanna taxa. *Vegetation History and Archaeobotany* 5: 507–525.

Echeverría, M.E. 2016. [*Paleoecología de los bosques de* Nothofagus *del Sudoeste de Patagonia durante el Holoceno*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina, 104 p. Inédita.].

Echeverría, M.E. y Mancini, M.V. 2018. Aportes del análisis de macrofósiles vegetales a la reconstrucción paleoecológica en relación con los registros polínicos de turbales del Holoceno, Patagonia argentina. En: A.R. Prieto (Ed.), *Metodologías y estrategias del análisis palinológico del Cuaternario tardío. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 18: 120–130.

Echeverría, M.E., Bamonte, F.P., Marcos M.A., Sottile, G.D. y Mancini, M.V. 2017. Palaeohydric balance variations in eastern Andean environments in southern Patagonia (48°-52.5°S): Major trends and forcings during the last ca. 8000 cal yrs BP. *Review of Palaeobotany and Palynology* 246: 242–250.

Echeverría, M.E., Sottile, G.D., Mancini, M.V. y Fontana, S.L. 2014. *Nothofagus* forest dynamics and palaeoenvironmental variations during the mid and late Holocene, in southwest Patagonia. *The Holocene* 24: 957–969.

Espinosa, S.L., Belardi, J.B., Barrientos, G. y Carballo, M. 2013. Poblamiento e intensidad de uso del espacio en la cuenca del Lago San Martín (Patagonia argentina): nuevos datos desde la margen norte. *Comechingonia* 17: 105–121.

Fernández, M. 2013. [*Los paleombientes de Patagonia meridional, Tierra del Fuego e Isla de los Estados en los tiempos de las primeras ocupaciones humanas. Estudio basado en el análisis de diatomeas.* Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 218 p. Inédita.]. http://se ici.unlp.edu.ar/handle/10915/34395

Fernández, D.A., Santamarina, P.E., Tellería, M.C., Palazzesi, L. y Barreda, V.D. 2016. Pollen morphology of *Nothofagus* (Nothofagaceae, Fagales) and its phylogenetic significance. *Acta Palaeobotanica* 56: 223–245.

Fletcher, M.S. y Moreno, P.I. 2011. Zonally symmetric changes in the strength and position of the Southern Westerlies drove atmospheric CO2 variations over the past 14 ky. *Geology* 39: 419–422.

Fontana, S.L. y Bennett, K.D. 2012. Postglacial vegetation dynamics of western Tierra del Fuego. *The Holocene* 22: 1337–1350.

Ford, R.I. 1979. Paleoethnobotany in American Archaeology. En: M. Schiffer (Ed.), *Advances in Archaeological Method and Theory, Vol 2.* Academic Press, New York, p. 286–336.

Garreaud, R.D., López, P., Minvielle, M. y Rojas, M. 2013. Large Scale Control on the Patagonia Climate. *Journal of Climate* 26: 215–230.

Giesecke, T., Wolters, S., Jahns, S. y Brande, A. 2012.Exploring Holocene changes in palynological richness in northern Europe – did postglacial immigration matters? *PLoS ONE* 7: e51624.

Gilli, A., Ariztegui, D., Anselmetti, F.S., *et al.* 2005. Mid-Holocene strengthening of the Southern Westerlies in South America-Sedimentological evidences from Lago Cardiel, Argentina (49° S). *Global and Planetary Change* 49: 75–93.

Goring, S., Lacourse, T., Pellatt, M.G. y Mathewes, R.W. 2013. Pollen assemblage richness does not reflect regional plant species richness: a cautionary tale. *Journal of Ecology* 101: 1137–1145.

Gregory, P.H. 1945. The dispersion of air- borne spores. *Transactions of the British Mycological Society* 28: 26–72.

Haberzettl, T., Fey, M., Lücke, A. *et al.* 2005. Climatically induced lake level changes during the last two millennia as reflect in sediments of Laguna Potrok Aike, southern Patagonia (Santa Cruz, Argentina). *Journal of Paleolimnology* 33: 283–302.

Heusser, C.J. 1971. *Pollen and Spores of Chile*. Arizona Press, Tucson, 167 p.

Heusser, C.J. 2003. *Iceage southern Andes: a chronicle of paleoecological events*. *Developments in Quaternary Science 3*. Elsevier, Amsterdam, 240 p.

Higuera, P.E., Brubaker, L.B., Anderson, P.M., Hu, F.S. y Brown, T.A. 2009. Vegetation mediated the impacts of postglacial climatic change on fire regimes in the south central Brooks Range, Alaska. *Ecological Monographs* 9: 201–219.

Higuera, P.E., Peters, M.E., Brubaker, L.B. y Gavin, D.G. 2007. Understanding the origin and analysis of sediment charcoal records with a simulation model. *Quaternary Science Reviews* 26: 1790–1809.

Huber, U.M. y Markgraf, V. 2003. Holocene fire frequency and climate change at Río Rubens Bog, southern Patagonia. En: T.T. Veblen, W.L. Baker, G. Montenegro, y T.W. Swetnam (Eds.)*, Fire and climatic change in temperate ecosystems of the western Americas*. Springer, New York, p. 357–380.

Huber, U.M., Markgraf, V. y Schäbitz, F. 2004. Geographical and temporal trends in Late Quaternary fire histories of Fuego-Patagonia, South America. *Quaternary Science Reviews* 23: 1079–1097.

Huusko, A. y Hicks, S. 2009. Conifer pollen abundance provides a proxy for summer temperature: evidence from the latitudinal forest limit in Finland. *Journal of Quaternary Science* 24: 522–528.

Iversen, J. 1941. Land occupation in Denmark's Stone Age. *Danmarks Geologiske Undersogelse II* 66: 1–68.

Jackson, S.T. 1994. Pollen and spores in Quaternary lake sediments as sensors of vegetation composition: theoretical models and empirical evidence. En: A. Traverse (Ed.), *Sedimentation of organic particles*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 253–286.

Jackson, S.T. y Lyford, M.E. 1999. Pollen dispersal models in Quaternary plant ecology: assumptions, parameters, and prescriptions. *Botanical Review* 65: 39–75.

Jacobson, G.L. y Bradshaw, R. 1981. The selection of sites for palaeoenvironmental studies. *Quaternary Research* 16: 80–96.

Jobbágy, E.G., Paruelo, J.M. y León, R.J.C. 1996. Vegetation heterogeneity and diversity in flat and mountain landscapes of Patagonia (Argentina). *Journal of Vegetation Science* 7: 599–608.

Li, F., Gaillard, M.J., Sugita, S. *et al.* 2017. Relative pollen productivity estimates for major plant taxa of cultural landscapes in central eastern China. *Vegetation History and Archaeobotany* 26: 587–605.

Mancini, M.V. 1993. Recent pollen spectra from forest and steppe of South Argentina: a comparison with vegetation and climate data. *Review of Paleobotany and Palynology* 77: 129–142.

Mancini, M.V. 1998. Vegetational changes during Holocene in the Extra-Andean Patagonia, Santa Cruz Province, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology* 138: 207–219.

Mancini, M.V., de Porras, M.E y Bamonte, F.P. 2012. Southernmost

South America Steppes: vegetation and its modern pollen assemblages representation. En: D.M. Germanno (Ed.), *Steppe Ecosystems: Dynamics, Land Use and Conservation. Series: Environmental Science, Engineering and Technology*. Nova Science Publishers, Nueva York, p. 141–156.

Marcos, M.A. y Mancini, M.V. 2012.Modern pollen and vegetation relationships in Northeastern Patagonia (Golfo San Matías, Río Negro). *Review of Palaeobotany and Palynology* 171: 19–26.

Marcos, M.A. y Ortega, F.V. 2014. Paleoambientes y uso de los recursos leñosos por los grupos cazadores-recolectores del NE de Patagonia desde el Holoceno medio. *Magallania* 42: 147–163.

Marcos, M.A., Bamonte, F.P. y Mancini, M.V. 2017. Taxonomía polínica en sitios arqueológicos: relación con los efectos ambientales y con el uso de los sitios por los pobladores. *10° Jornadas de Arqueología de la Patagonia* (Puerto Madryn), *Libro de Resúmenes*: 109.

Marcos, M.A., Espinosa, M.A, Mancini, M.V. y Favier Dubois, C.M. 2014. Múltiples indicadores de los cambios ambientales desde el Holoceno Medio en el Noreste de Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 51: 344–360.

Marcos, M.A., Mancini, M.V. y Favier Dubois, C.M. 2012. Middle-Late Holocene environmental changes in NE Patagonia inferred by palynological records and their relation to human occupation. *The Holocene* 22: 1271–1281.

Mariani, M.M., Connor, S.E, Theuerkauf, M., Kuneš, P. y Fletcher, M.S. 2016. Testing quantitative pollen dispersal models in animal-pollinated vegetation mosaics: An example from temperate Tasmania, Australia. *Quaternary Science Reviews* 154: 214–225.

Markgraf, V. 1980. New data on the late and postglacial vegetational history of La Misión, Tierra del Fuego. *4° International Palynological Conference*, (Lucknow), *Proceedings* 3: 68–74.

Markgraf, V. 1983. Late and Postglacial vegetational and paleoclimatic changes in subantarctic, temperate, and arid environments in Argentina. *Palynology* 7: 43–63.

Markgraf, V. 1991. Younger Dryas in southern South America?. *Boreas* 20: 63–69.

Markgraf, V. 1993. Paleoenvironments and paleoclimates in Tierra del Fuego and southernmost Patagonia, South America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology* 102: 53–68.

Markgraf, V. 2016. First Pollen Record in South America. Commentary: Die Zeichenschrift der Pollenstatistik. *Frontiers Earth Science* 4: 100.

Markgraf, V. y Huber, U.M. 2010. Late and postglacial vegetation and fire history in Southern Patagonia and Tierra del Fuego. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 297: 351–366.

Markgraf, V., Bradbury, P., Schwalb, A. *et al.* 2003. Holocene palaeoclimates of southern Patagonia: limnological and environmental history of Lago Cardiel, Argentina. *The Holocene* 13: 581–591.

Matthias, I., Swen Semmler, M.S. y Giesecke, T. 2015. Pollen diversity captures landscape structure and diversity. *Journal of Ecology* 103: 880–890.

Mayr, C., Fey, M., Haberzettl, T. *et al.* 2005. Paleoenvironmental changes in southern Patagonia during the last millennium recorded in lake sediments from Laguna Azul (Argentina). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 228: 203–227.

Mazier, F., Broström, A., Buttler, A., Gaillard, M.J., Sugita, S. y Vittoz, P. 2008. Pollen productivity estimates and relevant source area of pollen for selected plant taxa in a pasture woodland landscape of the Jura Mountains (Switzerland). *Vegetation History and Archaeobotany* 17: 479–495.

Mazzoni, E. y Vázquez, M. 2004. *Ecosistemas de mallines y paisajes de la Patagonia Austral (Provincia de Santa Cruz)*. INTA-GTZ, Buenos Aires, 63 p.

Mercer, J.H. y Ager, T. 1983. Glacial and floral changes in Southern Argentina since 14,000 years ago. *National Geographyc Society, research reports* 15: 457–477.

Moore, P.D., Webb, J.A. y Collinson, M.E. 1991. *Pollen analysis*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 205 p.

Moreno, P.I., Vilanova, I., Villa-Martínez, R., Garreaud, R.D., Rojas, M. y De Pol-Holz, R. 2014. Southern Annular Mode-like changes in southwestern Patagonia at centennial time scale over the last three millennia. *Nature Communications* 5: 4375.

Moy, C.M., Moreno, P.I. y Dunbar, R.B. 2009.Climate change in Southern South America during the last two millennia. En: F. Vimeux, F. Sylvestre, y M. Khodri (Eds.), *Past climate variability in South America and surrounding regions. Developments in Paleoenvironmental Research Series* 14. Springer Netherlands, p. 353–393.

Odgaard, B.V. 1999. Fossil pollen as a record of past biodiversity. *Journal of Biogeography* 26: 7–17.

Odgaard, B.V. 2001. Palaeoecological perspectives on pattern and progress in plant diversity and distribution adjustments: a comment on recent developments. *Diversity and Distributions* 7: 197–201.

Odgaard, B.V. 2007. Reconstructing past biodiversity development. En: S.A. Elias (Ed.), *Encyclopedia of Quaternary Science*. Elsevier, Amsterdam, p. 2508–2514.

Ohlendorf, C., Fey, M., Massaferro, J. *et al.* 2014. Late Holocene hydrology inferred from lacustrine sediments of Laguna Cháltel (southeastern Argentina). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 411: 229–248.

Paez, M.M., Schäbitz, F. y Stutz, S. 2001. Modern pollen-vegetation and isopoll maps in southern Argentina. *Journal of Biogeography* 28: 997–1021.

Parsons, R.W. y Prentice, I.C. 1981. Statistical approaches to R-values and the pollen vegetation relationship. *Review of Palaeobotany and Palynology* 32: 127–152.

Payne, R. y Mitchell, E.A.D. 2009. How many is enough? Determining optimal count totals for ecological and palaeoecological studies of testate amoebae. *Journal of Paleolimnology* 42: 483–495.

Pessenda, L.C.R. y Camargo, P.B. 1991. Datacao radiocarbonica de amostras de interesse arqueológico e geológico por espectrometría de cintilacao liquida de baxio nivel de radioacao de fundo. *Quimica nova* 14: 98–103.

Pessenda, L.C.R, Saia, E.M.G., Gouveia, S.E.M. *et al.* 2010. Last millennium environmental changes and climate inferences in the Southeastern Atlantic forest, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 82: 717–729.

Prentice, I.C. 1985. Pollen representation, source area, and basin size: toward a unified theory of pollen analysis. *Quaternary Research* 23: 76–86.

Prentice, I.C. y Parsons, R.W. 1983. Maximum likelihood linear calibration of pollen spectra in terms of forest composition. *Biometrics* 39: 1051–1057.

Prieto, A.R. 2018. Historia de la palinología del Cuaternario en la Argentina: una reseña a 90 años de sus comienzos. En: A.R. Prieto (Ed.), *Metodologías y estrategias del análisis palinológico del Cuaternario tardío. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 18: 1–17.

Prieto, A.R., Mancini, M.V., de Porras, M.E., Bamonte F.P. y Marcos, M.A. 2018. Arqueopalinología: una revisión del análisis polínico en el contexto de sitios arqueológicos de sociedades de cazadores-recolectores de la Argentina (32°–52° S). En: A.R. Prieto (Ed.), *Metodologías y estrategias del análisis palinológico del Cuaternario tardío*. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 18: 54–76.

Raffaele, E. 1999. Mallines: aspectos generales y problemas particulares. En: A.I. Malvárez (Ed.), *Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica.* UNESCO Office Montevideo and Regional Bureau for Science in Latin America and the Caribbean, Montevideo, p. 25–31.

Recasens, C., Ariztegui, D., Gebhardt, C. *et al.* 2012. New insights into paleoenvironmental changes in Laguna Potrok Aike, southern Patagonia, since the Late Pleistocene: the PASADO multiproxy record. *The Holocene* 22: 1323–1335.

Schäbitz, F. 2003. Estudios polínicos del Cuaternario en las regiones áridas del sur de Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 5: 291–299.

Schäbitz, F., Wille, M., Francois, J.P. *et al.* 2013. Reconstruction of palaeoprecipitation based on pollen transfer functions - the record of the last 16 ka from Laguna Potrok Aike, southern Patagonia. *Quaternary Science Reviews* 71: 175–190.

Schüler, L. y Behling, H. 2011. Poaceae pollen grain size as a tool to distinguish past grasslands in South America: a new methodological approach. *Vegetation History and Archaeobotany* 20: 83–96.

Seddon, A.W.R, Mackay, A.W, Baker, A.G. *et al.* 2014. Looking forward through the past: identification of 50 priority research questions in palaeoecology. *Journal of Ecology* 102: 256–267.

Sottile, G.D. 2014. [*Historia de la vegetación vinculada a disturbios de incendios durante el Holoceno en el ecotono bosque- estepa de Santa Cruz, Argentina*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Mar del Plata, 145 p. Inédita.].

Sottile, G.D., Bamonte, F.P., Mancini, M.V. y Bianchi, M.M. 2012. Insights into Holocene vegetation and climate changes at the Southeastern side of the Andes: *Nothofagus* Forest and Patagonian steppe fire records. *The Holocene* 22: 1309–1322.

Sottile, G.D., Giache, Y. y Bianchi, M.M. 2018. Reconstrucción del régimen de incendios en ecosistemas templados patagónicos sobre la base de registros de carbón sedimentario (*charcoal*) y polen durante el Cuaternario tardío. Tendencias metodológicas, resultados y perspectivas. En: A.R. Prieto (Ed.), *Metodologías y estrategias del análisis palinológico del Cuaternario tardío. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 18: 102–119.

Sottile, G.D., Tonello, M.S. y Mancini, M.V. 2016. Potentiality of past vegetation land cover reconstruction in forest- high Andean steppe ecotone of Southern Patagonia, Argentina- First results. *14° International Palynological Congress, 10° International Organisation of Palaeobotany Conference* (Salvador, Brasil), *Boletín de la Asociación Latinoamericana de Paleobotánica y Palinología* 16: 149–150.

Storme, N. y Geelen, D. 2014. The impact of environmental stress on male reproductive development in plants: biological processes and molecular mechanisms. *Plant, Cell & Environment* 37: 1–18.

Sugita, S. 1994. Pollen representation of vegetation in Quaternary sediments: theory and method in patchy vegetation. *Journal of Ecology* 82: 881–897.

Tonello, M.S., Mancini, M.V. y Seppä, H. 2009. Quantitative reconstruction of Holocene precipitation changes in Southern Patagonia. *Quaternary Research* 72: 410–420.

Villa-Martínez, R. y Moreno, P.I. 2007.Pollen evidence for variations in the southern margin of the west erly winds in SW Patagonia over the last 12,600 years. *Quaternary Research* 68: 400–409.

Villa-Martínez, R., Moreno, P.I. y Valenzuela, M.A. 2012. Deglacial and postglacial vegetation changes on the eastern slopes of the central Patagonian Andes (47°S). *Quaternary Science Reviews* 32: 86–99.

von Post, L. 1929. Die Zeichenschrift der Pollenstatistik. *Geologiska Föreningen Förhandlingar* 51: 543–565. Doi:10.1080/11035892909449566.

von Stedingk, H., Fyfe, R. y Allard, A. 2008. Pollen productivity estimates for the reconstruction of past vegetation at the forest tundra ecotone. *Holocene* 18: 323–332.

Whitlock, C. y Larsen, C. 2001. Charcoal as a fire proxy. En: J.P. Smol, H.J.B., Birks, y W.M. Last (Eds.), *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments.* Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, p. 75–97.

Wille, M., Maidana, N.I., Schäbitz, F. *et al.* 2007. Vegetation and climate dynamics in southern South America: The microfossil record of Laguna Potrok Aike, Santa Cruz, Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology* 146: 234–246.

Doi: 10.5710/PEAPA.11.07.2018.256

Recibido: 30 de octubre de 2017

Aceptado: 11 de julio de 2018